Heusser, Karl.

Die entwicklung der generative organe von Himantoglossum hircinum Spr. (= Loroglossum hircinum Rich.) 1914.

QK
825
H59
1914
Bot.

Sept 20 Ueberreicht von C. Schröter

Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* Spr.

[= *Loroglossum hircinum* Rich.].

Smithsonian Institution SEP 9 1916 National Museum

Von der

Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich

zur Erlangung der

Würde eines Doktors der Naturwissenschaften

genehmigte

Promotionsarbeit

vorgelegt von

Karl Heusser,
diplom. Fachlehrer in Naturwissenschaften
aus
Glattfelden (Zürich).

Referent: Herr Prof. Dr. P. Jaccard.
Korreferent: Herr Prof. Dr. C. Schröter.

112.

Dresden,
Druck von C. Heinrich.
1914.

QK
825
1759
1914
Bot

Die Entwicklung der generativen Organe von

Himantoglossum hircinum Spr.

[= Loroglossum hircinum Rich.]

Smithsonian Institution
SEP 9 1916
National Museum.

Von der

Eidgenössischen Technischen Hochschule
in Zürich

zur Erlangung der

Würde eines Doktors der Naturwissenschaften

genehmigte

Promotionsarbeit

vorgelegt von

Karl Heusser,
diplom. Fachlehrer in Naturwissenschaften
aus
Glattfelden (Zürich).

Referent: *Herr Prof. Dr. P. Jaccard.*
Korreferent: *Herr Prof. Dr. C. Schröter.*

112.

Dresden,
Druck von C. Heinrich.
1914.

584.15
H59

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 3

I. Kapitel. Morphologie: Die Entwicklung der Blütenorgane 4

A. Morphologie der Blüte 4

B. Entwicklung der Blüte 10

C. Anhang: Ökologische Beiträge 31

1. Die Bewegung der Pollinarien 31

2. Der Rostellumfortsatz 33

3. Das Beutelchen 34

II. Kapitel. Cytologie 35

A. Die Entwicklung des Pollens 35

B. Die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes . . . 45

C. Die Befruchtung 53

D. Embryologie 56

Zusammenfassung 61

Arbeit aus den botanischen Laboratorien der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich.

Die Entwicklung der generativen Organe von Himantoglossum hircinum Spr. (= Loroglossum hircinum Rich.).

Von

Karl Heusser.

Mit 29 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Auf Anregung von Professor Dr. Schröter beschäftigte ich mich mit morphologisch-ökologischen Studien über *Himantoglossum hircinum* (L.) Sprengel, jener schönen Orchidee, die in der Nähe meines Wohnortes eine Anzahl ihrer seltenen Standorte in der Nordschweiz besitzt. Im pflanzenphysiologischen Laboratorium der Eidgenössischen Technischen Hochschule führte ich später unter der Leitung von Professor Dr. Jaccard die anatomischen Untersuchungen aus.

Meinen verehrten Lehrern Professor Dr. Jaccard und Professor Dr. Schröter, die mich bei der Ausführung meines Vorhabens allzeit unterstützten, bin ich zu großem Danke verpflichtet.

Die Behandlung des Themas erfolgte unter zwei Gesichtspunkten:

1) Die formale Entwicklung der Blütenteile mit besonderer Berücksichtigung ökologisch wichtiger Organe.

2) Die zytologische Entwicklung der generativen Organe: die Entwicklung des Pollens und der Samenanlage, die Befruchtung und die Entwicklung des Embryo.

Das zu den vorliegenden Untersuchungen verwendete Material, stammt aus unseren nordzürcherischen Standorten Glattfelden und Eglisau. Die tiefen Taldepressionen des Rheines und der einmündenden Glatt ermöglichen an ihren warmen südwest-exponierten Abhängen diesem Flüchtling der Mediterraneis sein Dasein.

Trotz diesem lokalisierten Auftreten konnte ich das in reichlicher Menge notwendige Material einsammeln, ohne die Ausrottung unserer sorgsam behüteten Rarität zu befürchten; die Pflanzen

wurden reichbesetzten Standorten mit gutem Nachwuchs entnommen, während schwächere, neu sich bildende verschont blieben, um auch der Ausbreitung nicht hinderlich zu sein.

Die Fixierung der Blütenstände wurde ausschließlich mit Alkohol vorgenommen. Anfänglich wurde absoluter, später 70prozentiger verwendet. Für die zytologischen Untersuchungen dieser Organe erwies sich die letztere Konzentration noch geeigneter.

Die Zeichnungen sind, insoweit es sich um Schnitte handelt, mit dem Abbé'schen Zeichnungsapparat aufgenommen. Die körperliche Darstellung von Organen (wie es in der Blütenentwicklung geschieht) ist in den Umrissen mit dem Zeichnungsapparat entworfen und mit Hilfe des Stereo-Mikroskopes ausgeführt worden.

Die Färbung der Schnitte wurde hauptsächlich ausgeführt mit: Ehrlich-Biondi'schem Farbengemisch, Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin, n. Heidenhain, Hämatoxylin Delafield-Eosin-Bismarckbraun. Als besonders geeignet erwies sich die letztere, von Ernst[1]) angegebene Methode.

I. Kapitel.

Morphologie: Die Entwicklung der Blütenorgane.

A. Morphologie der Blüte.

Zum besseren Verständnis des folgenden soll einleitend eine kurze morphologische Beschreibung der Blüte und des Blütenstandes vorangehen.

Der Blütenstand nimmt als endständige Traube die Spitze der im Mittel 50 cm hohen Sproßachse ein. In den Achseln linealer Deckblätter inserieren sich die Blüten. Ihre Zahl kann bis 70 und mehr betragen.

Die Blüte ist vollständig. Die ansehnliche Blütenhülle besteht aus 6, in zwei Kreisen stehenden Perigonblättern. Die drei äußern, die Sepalen *Sm*, *Sl*$_1$, *Sl*$_2$ (Fig. 1, *2*) sind schalenförmig. Beim medianen Sepalum ist die Wölbung bi-symetrisch; bei den lateralen ist ihre Kulmination gegen den das mediane Sepalum begrenzenden Rand verschoben und stülpt sich an der Blumenblattspitze bugförmig aus. (Fig. 1, *2*, *Sl.*) Mit diesem Steilrand legen sich die lateralen Sepalen über das mediane Sepalum.

Weniger einheitlich ist die Ausbildung der innern Perigonblätter. Die paarigen Petalen sind einnervige, lineale Blumenblättchen. (Fig. 1, *2 Pl.*) In halber Höhe tragen sie bisweilen jederseits einen Zipfelfortsatz (Fig. 1, *3*),[2]) was A. Fischer[3]) zur Aufstellung der Abart *Hohenzolleriana* führte. Sie legen sich eng an die Grenzlinien der äußern Perigonblätter, so daß man oft den Eindruck einer organischen Verbindung haben könnte.

---

[1]) Ernst, A., Flora. Ergänzgsbd. 1902.
[2]) Annäherungsform dazu.
[3]) Fischer, Ber. d. Schweiz. Botan. Gesellsch. H. 8. p. 116. 1898.

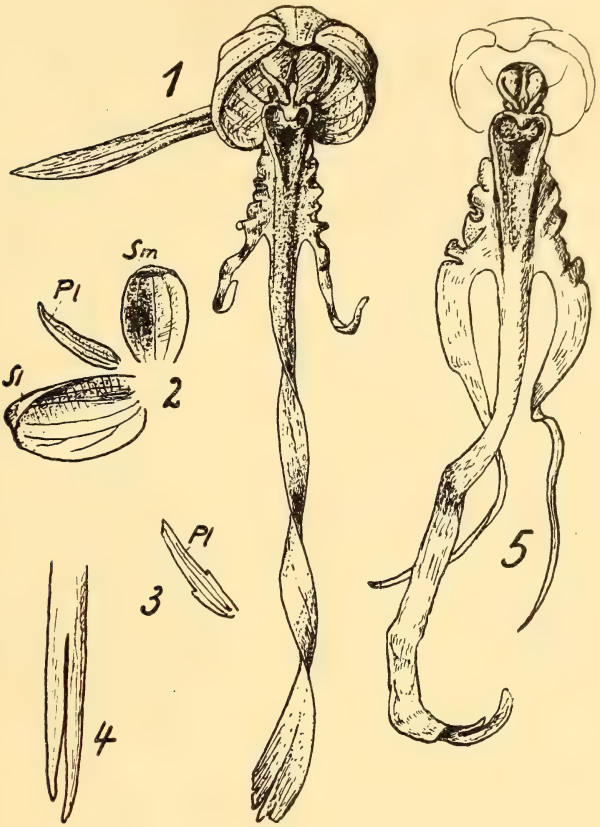


Fig. 1.[1])

1) Blüte von vorn; var. *genuina.*
2) Helmblätter von innen, ausgebreitet; var. *genuina.*
3) Laterales Petalum einer Annäherungsform zu var. *Hohenzolleriana.*
4) Ende der Lippenzunge der var. *bifida.* 1—6 Vergr. 2 : 1.
5) Labellum der var. *Thuringiaca.*

---

[1]) Angewandte Abkürzungen: A_1 = fertiles Staubgefäß. A_2 u. A_3 = Staminodien. *Arch* = Archesporegewebe. *ant* = Antipoden. *Bltb* = Blütenbecher. *Blth* = Blütenhöcker. *Bltkn* = Blütenknospe. *Bu* = Beutelchen. *Cau* = Caudicula. *Ch* = Scharnier. *Co* = Connectiv. *D* = Deckblatt. *D* = Klebscheibe. *Ek* = Eikern. *Em* = Embryo. *F* = Faserschicht. *Fbl* = Fruchtblatt. *Fh* = Fruchthöhle. G_1 = med. Narbenlappen. G_2 u. G_3 = echte, laterale Narbenlappen. *G* = Generativer Kern. *Gef* = Gefäßbündel. *Kl* = Klebmasse. *L* = Mittellamelle der Theca. *Lg* = Leitungsgewebe. *P* = Placenta. *Pl* = laterales Petalum. *Pm* = med. Petalum, Labellum. *Pschl.* = Pollenschlauch. p_1 = oberer Polkern. p_2 = unterer Polkern. p_1 u. p_2 = sec. Embryosackkern. *R* = Rostellum. *RF* = Rostellumfortsatz. *r* = Dehiszenzlinie der Anthere. *Sla* = Seitenlappen der Lippe. *Sl* = laterales Sepalum. *Sm* = medianes Sepalum. *Sp* sporogenes Gewebe. *Su* = Suspensor. *Sy* = Synergiden. sp_1 = 1. Spermakern. sp_2 = 2. Spermakern. *T* = Theca. *Tst* = Thecastielchen. *Ta* = Taptum. *V* = vegetativer Kern. *V* = zu verdrängende Schicht.

Mit den Sepalen bilden sie den kompakten halbkugeligen Blütenhelm. (Fig. 1, *1.*) Die Farbe der Helmblätter ist grüngelblich; auf der innern Seite mit rotbrauner Pigmentierung längs des Nervenverlaufes, der Blattbasen und des Helmrandes. Ihre Größe beträgt bei unsern einheimischen Formen: 10 bis 12 mm für die lateralen Sepalen, für die übrigen ihrer Anordnung entsprechend etwas weniger.

Besondere Beachtung erfordert das mediane Petalum, das Labellum. Die Lippe von *Himantoglossum* wird auffallend durch ihre außerordentliche Länge (Fig. 1, *1. 5*). Man kann an ihr unterscheiden: die Lippenbasis mit dem Sporn und das Mittelstück, an dem sich die drei Lappen inserieren. Der Mittellappen verleiht durch seine ungewöhnliche Ausdehnung der Lippe ihre Länge. Die Lippenzunge, wie dieser Mittellappen genannt wird, ist bandförmig; zwei- bis dreimal um die eigene Achse gedreht, nimmt sie die Form eines gedrehten Riemens an. Das Ende der Zunge ist mehr oder

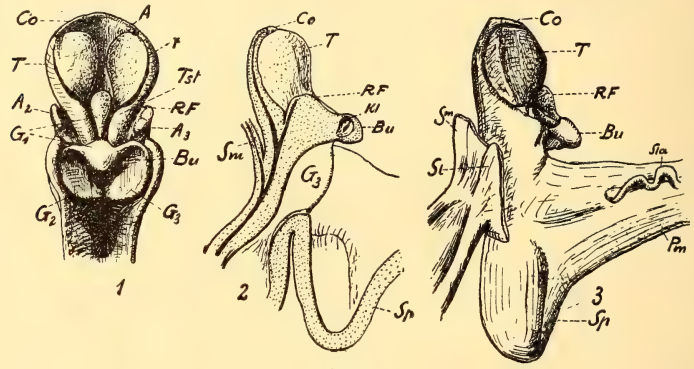


Fig. 2.

1) Gynostemium mit Lippenbasis von vorn.
2) Gynostemium mit Lippenbasis in med. Längsschnitt.
3) Gynostemium mit Lippenbasis von der Seite. 1—3 Vergr. 5 : 1.

weniger zweispaltig, die Teilstücke bisweilen gefranst. Eine ausgeprägte Zweispaltigkeit zeigt die neue Varietät *bifidum*[1]) (Fig. 1); sie geht bei typischen Exemplaren bis 15 mm tief. Nach innen verschmälert sich die Zunge schwach und geht wieder anlaufend in das fleischige Mittelstück über. Seitlich entspringen am Mittel-

[1]) *Himantoglossum hircinum* var. *bifidum* Heußer vov. var. Lobus medianus profunde partitus (ca. 15 mm). Lobuli integri. Das Exemplar wurde am 18. Mai 1913 in Eglisau gefunden und ist im Herbarium Helveticum der Eidg. Techn. Hochschule niedergelegt. Stark zweigespaltene Mittellappen bildet Krauß (Allg. bot. Zeitschrift, 1913, p. 116) bei seinen Terata ab. Ich bin mir wohl bewußt, daß der systematische Wert dieser wie auch der übrigen Varietäten zweifelhaft bleibt, solange es nicht gelingt, Orchideen aus Samen zu ziehen und dann auch die auftretenden Zwischenformen als Kreuzungsprodukte zu bestätigen. Noch unsicherer scheint mir der systematische Wert der von A. von Degen (Ung.-bot. Blätter 1913, p. 308) aufgestellten Forma Johannae zu sein. Entwicklungsgeschichtlich ist eine Verschmelzung der lateralen Sepalen mit dem entsprechenden Petalen möglich, und bevor die Abänderung für mehrere Glieder des physiologischen Individuums nachgewiesen ist, liegt kein Grund vor, sie nicht als Mißbildung aufzufassen.

stück die Seitenlappen flügelartig. Die Längenvariation der Seitenlappen gegenüber der Ausdehnung des Hauptlappens hat Schulze zur Aufstellung der Abarten: var. *genuina* Schulze (Fig. 1, *1*), var. *Thuringiaca* Schulze (Fig. 1, *5*) und var. *anomala* Schulze veranlaßt.[1] [2] Unser Material besteht hauptsächlich aus der varietas *genuina*; mit Ausnahme der varietas *anomala* sind aber auch die andern Varietäten vertreten. An das Lippenmittelstück schließt sich die Lippenbasis an. Sie inseriert sich am Fruchtknoten zwischen und über den lateralen Sepalen in U-förmiger Linie. Von vorn gesehen ist die Lippenbasis herzförmig. Nach hinten ist der Lippengrund zu dem ca. 4 mm langen Sporn eingesenkt (Fig. 2, *2. 3*). Der Sporneingang wird von der Lippenzunge her durch eine gleichmäßig absteigende Rinne vermittelt, die sich auf der Lippenunterseite als ein starker Kiel repräsentiert (Fig. 2, *2*). Der Sporneingang kann somit der Form eines Krugausgusses verglichen werden. Die Spornhöhle, der Sporneingang, wie die anschließende Innenfläche des Lippenmittelstückes ist dicht besetzt mit Papillen. Während diejenigen der Spornhöhle äußert zart und plasmahaltig sind (Fig. 3, *A*), sind diejenigen, die den Sporneingang bewehren und die Rinne besetzen, kräftig und haarförmig ausgezogen (Fig. 3, *B*).

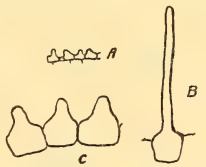


Fig. 3. Papillen. Vergr. 70 : 1.

Ihr Zellinhalt zeichnet sich durch stark lichtbrechende Eiweißkörperchen aus, wie sie Porsch[3] in den Futterhaaren tropischer Orchideen beobachtete.

Im Bereich des Mittelstückes werden die Papillen kürzer (Fig. 3, *C*) und gehen allmählich in die schwachgewölbten Epidermiszellen der Lippenzunge über.

Die Färbung der Lippe ist auffallender als die der übrigen Perigonblätter. Lippenzunge und Seitenzipfel sind gelbbraun bis rotbraun; im auffallenden Licht schmutzig-violett. Die Mischfarben kommen zustande durch saures Anthocyan vereinzelter Epidermiszellen und das Chlorophyll des Mesophylls; sie sind um so dunkler, je häufiger die farbstoffführenden Epidermiszellen auftreten. Mittelstück und Lippengrund sind reinweiß; die Papillen verleihen ihnen kristallinen Glanz. Karminrote Zeichnung in Form von unregelmäßigen Punkten und Linien unterbrechen wirksam.

Androeceum: Das einzige fertile Staubgefäß hat die bekannte

---

[1] Schulze, Die Orchideen von Deutschland. Jena 1894.

[2] var. *genunina:* Seitenlappen $^1/_3$ so lang wie der Hauptlappen. var. *Thuringiaca:* Seitenlappen $^1/_2$—$^2/_3$ so lang wie der Hauptlappen. var. *anomala:* Seitenlappen reduziert.

[3] Porsch, Neuere Untersuchungen über die Anlockungsmittel der Orchideenblüte. (Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark. Bd. 45. 1908.)

mediodorsale Stellung. Seine Form, von vorn gesehen ist breitspatelförmig, fast herzförmig (Fig. 1, *1. 5*, Fig. 2, *1*); sie ist bedingt durch das schaufelförmige Konnektiv (*Co*, Fig. 2, *1. 2. 3*). Das Filament ist äußerst kurz; mit dem medianen Narbenlappen, dem Rostellum ($G_1 = R = Bu + RF$) ist es zum Säulchen verwachsen. Die Thecae sind keulenförmig (Griff nach unten). Die Thecaestielchen, wie wir den untern dünnen Teil nennen, konvergieren median zum fleischfarbigen Beutelchen (Bursicula, *Bu*). Das Beutelchen umschließt die einzige, einheitliche Klebmasse (*Kl*, Fig. 2, *3*). Mit ihr in Verbindung stehen die beiden in dem Thecenstielchen subepidermal entstehenden Caudiculae (*Cau*, Stöckchen, Schwänzchen), welche ihrerseits an die durch Bindesubstanz zusammengehaltene Pollenmasse anschließt. Aus diesen drei Teilen setzt sich das in Fig. 4, *1* abgebildete Pollinarium zusammen.

Die Pollenmasse ist, wie daselbst ersichtlich, ein Gefüge aus abgestumpft konischen Massulae.

Die Träger der Pollenmassen, die Caudiculae, sind dünnwandige Hohlzylinder. Sie werden aus derselben viscinösen elastischen Substanz gebildet wie die Fäden, welche die Massulae zusammenhalten. Das Austreten des Pollinariums aus den Antherenfächern wird durch die schraubenförmige Dehiszenzlinie (*r*) (Fig. 2, *1*) ermöglicht. Bei diesem Vorgang bleibt neben den Wänden des Staubbeutels die Basis der Mittellamelle der Thecae bestehen. Am Pollinarium, besonders auf der Rückseite, ist die Spur dieser trennenden Lamelle als eine Furche sichtbar, die die Pollenmasse zweiteilt, sich in den obern Teil der Caudicula fortsetzt und median wandständig aufhört. Das Lumen des darunter liegenden Caudicula-Stückes ist also einheitlich.

Die Klebdrüse ist im Grundriß viereckig, median gestreckt und nach vorn schwach verbreitert (Fig. 4, *4. 5*). Vor den Caudicula-Insertionen sind schwache Vertiefungen zu bemerken (Fig. 4, *4*); die trennende Zone der beiden ist gipflig erhöht (Fig. 4, *2*). Der hintere Teil der Klebdrüse ist abgeflacht. Ihr Aussehen ist weißlich und hyalin. Die Verbindung der Caudiculae mit der Klebdrüse geschieht durch bloßes Aufliegen; der Anschluß ist aber dennoch äußerst innig.

Am Grunde des Staubblattes sitzen beidseitig die Öhrchen, die Staminodien ($A_2 + A_3$, Fig. 2, *1*). Sie sind nach vorn abfallend, länglich und höckerig. Bisweilen mag es auch bei *Himantoglossum* vorkommen, daß sie ihre Entwicklung bis zur Pollenbildung fortsetzen. Dieser Fall wurde nur einmal beobachtet (Präparat leider zerstört). Zum Vergleich ist in Fig. 4, *8* ein in diesem Sinne verändertes Androeceum von *Orchis tridentatus* abgebildet.

Gynoeceum: Der Bau des unterständigen Fruchtknotens mit seinen drei wandständigen Plazentenpaaren und seiner durch die Resupination der Blüte bedingten Drehung bietet keine Besonderheiten. Nur möchte ich noch erwähnen: mit der Auflösung des Fruchtknotens an seinem obern Ende in die einzelnen Blütenteile werden auch die Fruchtblattspitzen frei, die Narbenlappen. Die beiden lateralen sind über dem Sporneingang als scheinbar einheit-

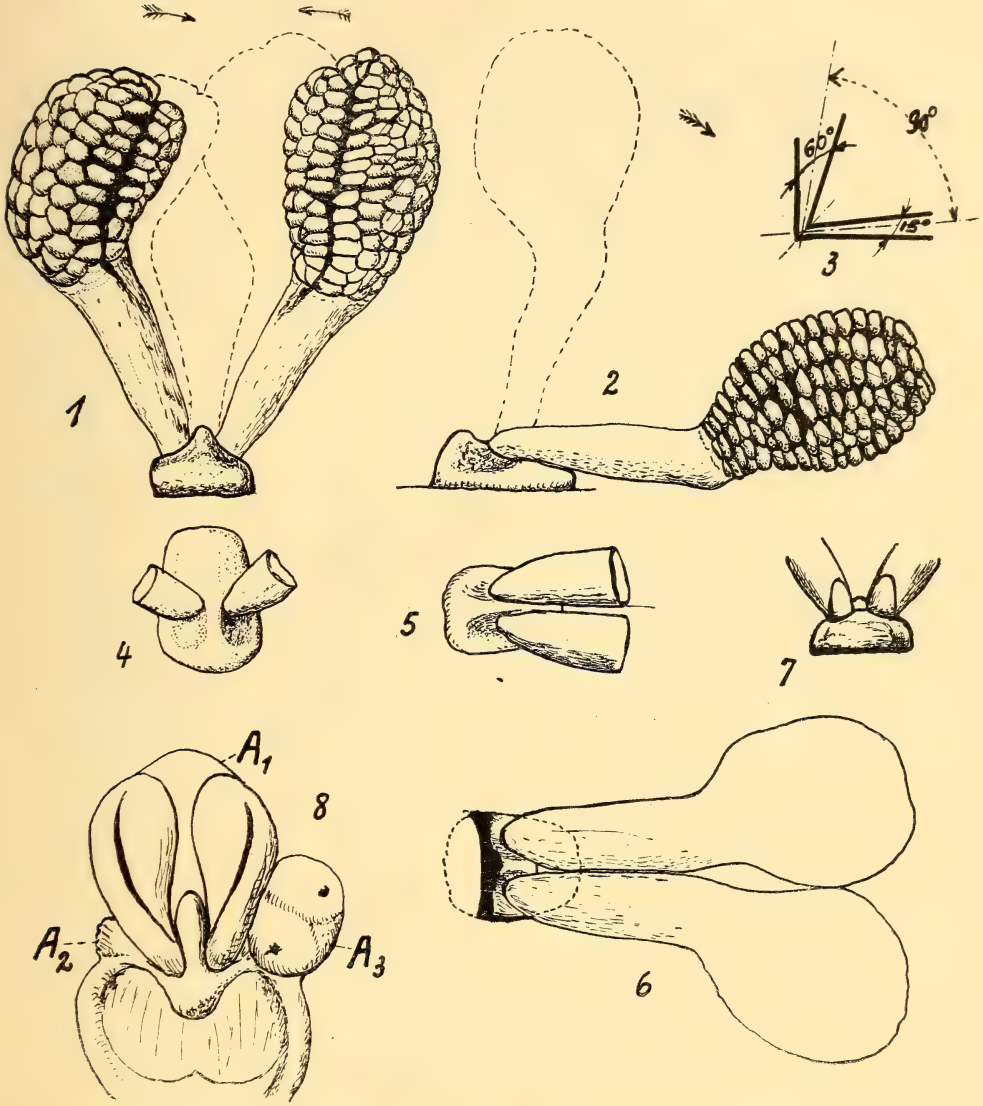


Fig. 4.

1) Pollinarium von vorn, vor der Bewegung (punktiert nach der Bewegung). Vergr. 10 : 1.
2) Pollinarium von der Seite, nach der Bewegung (punktiert vor der Bewegung). Vergr. 10 : 1.
3) Schema zur Pollinarien-Bewegung in perspektivischer Darstellung.
4) Klebdrüse von oben. Caudiculae abgeschnitten. Vor der Bewegung. Vergr. 10 : 1.
5) Dasselbe (in der Zeichnung um 90 Grad gedreht). Nach der Bewegung. Vergr. 10 : 1.
6) Pollinarium von oben, nach der Bewegung. Klebmasse vor und hinter den Caudiculae vor der Bewegung weggeschnitten. Vergr. 10 : 1.
7) Klebdrüse mit Caudiculaebasen nach der Behandlung mit Kalilauge. Von hinten gesehen. Vergr. 10 : 1.
8) Gynostemium mit einem abnormen Staminodium von *Orchis tridentatus*. Vergr. 10 : 1.

liche, rotglänzende Fläche wahrzunehmen (Fig. 2, *1. 2*). Die Narbenflächen sind von einem zähflüssigen, zuckerhaltigen Schleime belegt, der wohl von den großen im Schleime eingebetteten Papillen ausgeschieden wird. Das Rostellum, nach allgemeiner Ansicht als medianer dritter Narbenlappen aufgefaßt, setzt sich aus dem Beutelchen und dem zwischen die Thecaestielchen zahnartig vorgeschobenen Fortsatz, dem Rostellumfortsatz (*RF*, Fig. 2, *1. 2. 3*), zusammen.

In den Parenchymzellen des Fruchtknotens ist reichliche Reservestärke vorhanden. Sie ist in der Zelle immer am Grunde einseitig angehäuft, so daß sie die Vermutung einer gleichzeitigen, statolithischen Funktion bei der Drehung zu erwecken vermag. Es wird dies noch wahrscheinlicher durch den Umstand, daß mit der Ausbildung der Samen resp. dem Verschwinden der Stärke die Rückwärtsdrehung des Fruchtknotens erfolgt. Diese Spezialfrage bedarf noch genauerer Untersuchungen. Neben der Stärke führen die äußern Zellschichten auch Chlorophyll, das dem Fruchtknoten die hellgrüne Farbe verleiht.

B. Entwicklung der Blüte.

Wenn es auch an Literatur über die Entwicklung der Ophrydeenblüte nicht fehlt, glaube ich mit Vorliegendem doch nichts Überflüssiges auszuführen. Während Hofmeister[1]) und Wolf[2]) nur ältere Entwicklungsstadien zur Verfügung standen, richtete Pfitzer[3]) sein Augenmerk hauptsächlich auf diagrammatische Verhältnisse. *Himantoglossum* selber war dabei, abgesehen von der Pfitzerschen Angabe[4]) über die Lage der Lippe in der älteren Knospe, nie Untersuchungsobjekt. Aber auch ohne dies (der einheitliche Bau der Orchideenblüte verlangt nicht entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von Art zu Art) ergaben meine Beobachtungen einige neue Gesichtspunkte, deren Veröffentlichung sie, wie ich glaube, rechtfertigen.

Das Material wurde von Ende Juni bis zur Blütezeit des nächsten Jahres in meistens wöchentlichen Zwichenräumen gesammelt und fixiert.

Mit dem Eintritt der Spätsommer- und Frühherbstregen (Juli bis August) hat die Tochterknolle ihre sömmerliche Ruheperiode beendigt; in der Terminalknospe regt sich neues Leben. Bei der blühfähigen Pflanze wird, nach Abgliederung der 5 Scheideblätter, der 11 bis 13 Laub- und Stengelblätter, der ganze Vegetationskegel zur Anlage des endständigen Blütenstandes.

---

[1]) Hofmeister, W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. (Abhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., mathem.-physik. Kl. V. 1861.)

[2]) Wolf, Th., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Orchideenblüte. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. IV.)

[3]) Pfitzer, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Orchideenblüte. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. XIX.)

[4]) Pfitzer, a. a. O. p. 169.

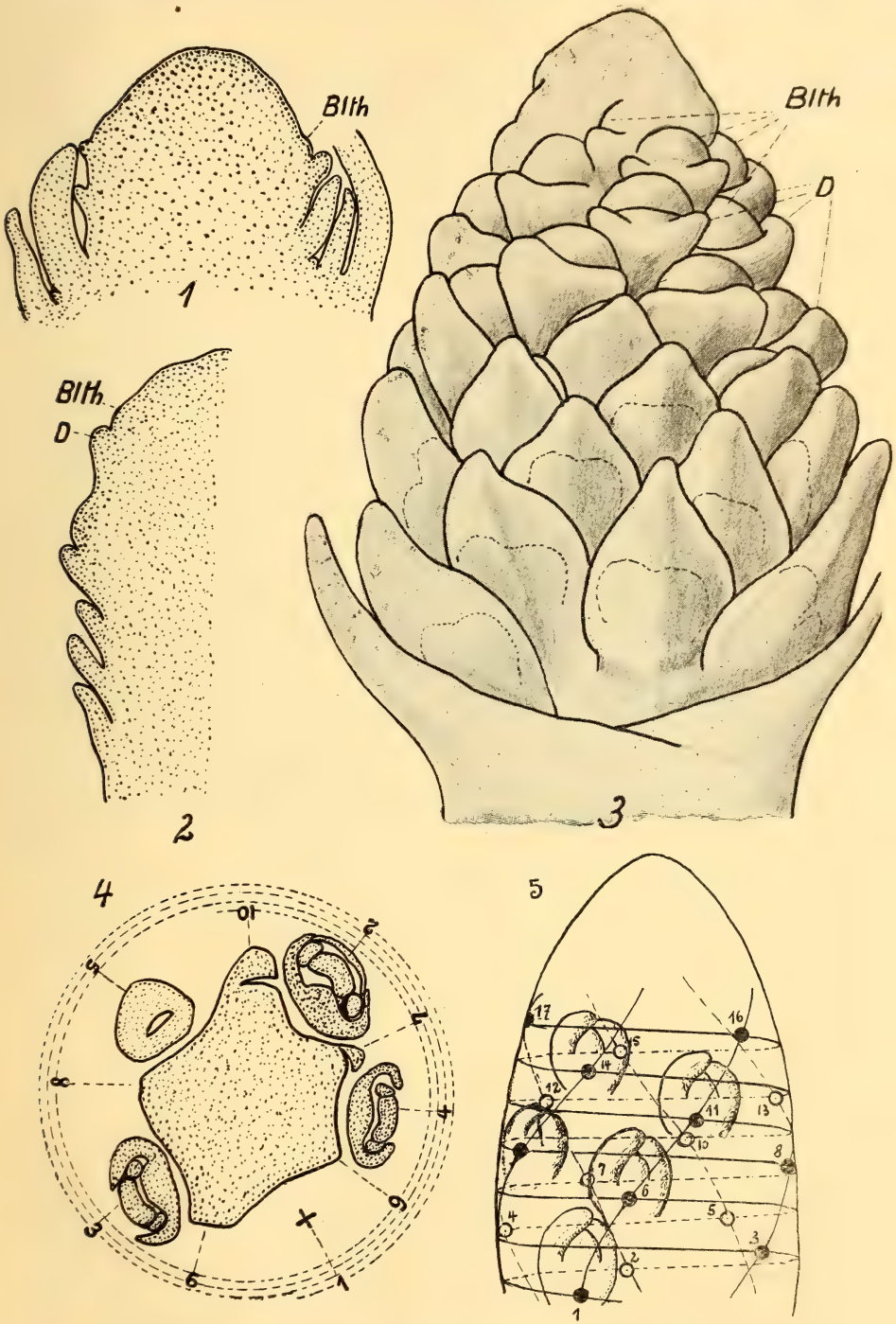


Fig. 5.

1) Längsschnitt durch den Blütenstand von Ende Juli 1913.
2) Längsschnitt durch den Blütenstand vom 12. August 1912.
3) Blütenstand vom 22. August 1912.
4) Querschnitt durch einen Blütenstand (25. Sept. 1912). Mit eingezeichneter Grundspirale. 1—4 Vergr. 50 : 1.
5) Schema zur Anlage der Blüten am Blütenstand.

Anfänglich ein halbkugeliger Höcker (Fig. 5, *1*), wird die zukünftige Blütenachse länglich, mit zunächst breit abgerundeter (Fig. 5, *2*), später stark konischer Spitze (Fig. 5, *3*).

Zugleich mit diesem Längenwachstum erfolgen die ersten Anlagen der Blüten. Fig. 5, *2* zeigt die Hälfte einer Blütenstandachse vom 12. August 1912 im Längsschnitt: an der Basis, über den Stengelblattanlagen, bemerken wir halbkugelige Anschwellungen, die sich wellenförmig repetieren, nach oben kleiner werden und in die glatte Vegetationsspitze auslaufen. Jede Anschwellung ist der Ort einer Blütenanlage.

Am Grunde eines jeden Blütenhöckers, wie wir diese Anschwellung nennen wollen, erscheint eine wulstartige Hervorragung (*D*), die als Anlage des Deckblattes zu interpretieren ist. Fig. 6, *5* oder die Ansicht des Vegetationskegels in Fig. 5, *3* machen ersichtlich, daß dieser Wulst zweilappig angelegt wird. Intensiveres Wachstum der Mittelzone (*m*) bewirkt aber nach kurzer Zeit Dreieckform des Deckblattes, worauf es elliptisch wird und seine Entwicklung schließlich in linear-lanzettlicher Gestalt beendigt. Die Blütenknospe wird dabei überwölbt und bleibt in der Achsel der Braktee bis zur Blütezeit beschützt.

Am vorgeschrittenen Blütenstand (Fig. 5, *3*) (22. August 1912) kommt die gesetzmäßige Anlage der Blüten an der Blütenstandachse besonders gut zum Ausdruck. Ein Querschnitt durch einen jungen Blütenstand (Fig. 5, *4*) läßt an geschnittenen Blütenknospen eine Anordnung erkennen, die ungefähr der $^2/_5$-Stellung entspricht. Das Verhältnis ist etwas zu groß; es legt sich die sechste Blüte nicht direkt über der ersten an, sondern etwas seitlich (Fig. 5, *4*) rechts oder links, je nachdem die Grundspirale links- oder rechtsläufig ist.

Entsprechende Blüten (Fig. 5, *5*):

1	6	11	16	. . . . .
2	7	12	17	. . . . .
3	8	13	18	. . . . .
4	9	14	19	. . . . .
5	10	15	20	. . . . .

erscheinen dadurch in Steilspiralen (Parastichen) angeordnet. Der ganze Blütenstand gliedert sich in 5 solche Parastiche. Die Insertionen der jungen Blütenknospen liegen, geometrisch gesprochen, in den Schnittpunkten der Spiralsysteme.[1])

Das acropetale Entstehen der Blüten am Blütenstand überträgt sich auch auf ihre Weiterentwicklung. So sind am jugendlichen Blütenstand immer mehrere Entwicklungsstadien zu beobachten. Die zeitliche Verschiebung zwischen Basis und Spitze beträgt anfänglich 2 bis 3 Monate (Anfang August bis Ende Oktober); zur Blütenzeit (Mitte Mai) ist sie auf 1 bis 2 Wochen reduziert.

---

[1]) Ich ziehe diese Betrachtungsweise der Ermittlung eines genaueren Annäherungswertes für das Stellungsverhältnis vor, sie ist einfacher und schließt jedenfalls individuelle Variationen nicht aus wie ein mathematisches Verhältnis.

Die erste Umgestaltung des Blütenhöckers (Stad. I, Fig. 6, *6. 7. 8*) kommt zustande durch starkes Wachstum der hintern und der daran angrenzenden seitlichen Randpartien. Der Höcker erscheint dadurch oben zunächst abgeplattet, dann becherförmig. Dem Becher aber fehlt der vordere Rand (Stad. II, Fig. 6, *9. 10. 11*). Zutreffender noch ist die Form der eines vorn oben schwach eingedrückten Spielballes zu vergleichen. Nach diesem Stadium beginnt dann auch der vordere Rand mitzuwachsen, stuft sich aber bald in zwei parallele, transversal gestreckte Zonen ab; die vordere Zone ist die niedere. Der Becher ist nun vollständig.

Zugleich mit der Entwicklung des Blütenbecherrandes zeigen prädestinierte Stellen desselben beschleunigtes Wachstum; es entstehen Höcker, in denen wir die ersten Anlagen der Blütenorgane erkennen (Stad. III, Fig. 6, *12. 13. 14*). Aus den von Anfang erhöhten, hintern und seitlichen Randpartien gehen die Anlagen der paarigen äußern Perigonblätter hervor (Sl_1 und Sl_2). Das dritte, unpaarige Sepalum (*Sm*) entsteht aus der äußern (vorderen) Zone der vorderen Randpartie.

Der mediane Bezirk des hinteren Randes, eingekeilt zwischen Sl_1 und Sl_2, wird zur Anlage des Labellums (*Pm*). Die innere erhöhte Zone des vorderen Randes endlich gliedert sich in drei Punkte mit eigenem Wachstum. Die beiden Lateralen bilden den Ursprung der inneren Perigonblätter (Pl_1 und Pl_2), während das Mittelstück die erste Anlage des Staubgefäßes andeutet. Gerade so, wie das Labellum von den paarigen Sepalen nach innen keilförmig abgegrenzt wird (Fig. 6, *13*), gliedert sich die Anthere von ihrer ursprünglichen Verbindung mit den lateralen Petalen ab. Es erscheinen dadurch die Anlagen dieser Blütenorgane als in Kreisen (vielmehr in Ellipsen) angeordnet, wie aus den Grundrißbildern (Fig. 6, *13* und *16*) ersichtlich ist. Der äußere Kreis setzt sich zusammen aus den lateralen Sepalen (Sl_1 und Sl_2) und dem medianen Sepalum: es ist der Sepalenkreis oder der äußere Perigonkreis. Mit ihm alterniert der innere Perigonkreis, der Petalenkreis (Pl^1, Pl_2 und *Pm*). Der siebente Höcker, isoliert vor dem Zentrum gelagert, ist, wie schon erwähnt, der Ursprung der Anthere.

Auffallend an diesem ersten Entwicklungsschritt ist das ungleichzeitige Erscheinen der Organe in demselben Kreise. Ihre verschiedene Größe unmittelbar nach ihrer Entstehung ist dadurch erklärlich. Verstärkt wird dieser Größenunterschied aber auch durch die ungleichmäßige Entwicklung des Becherrandes, auf dem die Organe entspringen. Blütenknospen, in Transversalansicht oder in medianem Längsschnitt, die einem Stadium III, IV oder V entsprechen (Fig. 6, *12. 14. 15. 17. 18. 19. 21. 22*), erläutern diese Verhältnisse. Am ausgeprägtesten kommt die Erscheinung im äußern Perigonkreis zur Geltung; durch die zuerst sich bildenden paarigen Sepalen einerseits, durch das zuletzt entstehende unpaarige Sepalum andrerseits. Geringer, aber immer noch deutlich ist im innern Perigonkreis der Größenunterschied der verspäteten, paarigen Petalen, dem kräftigen Labellum gegenüber, festzustellen.

Fig. 6.

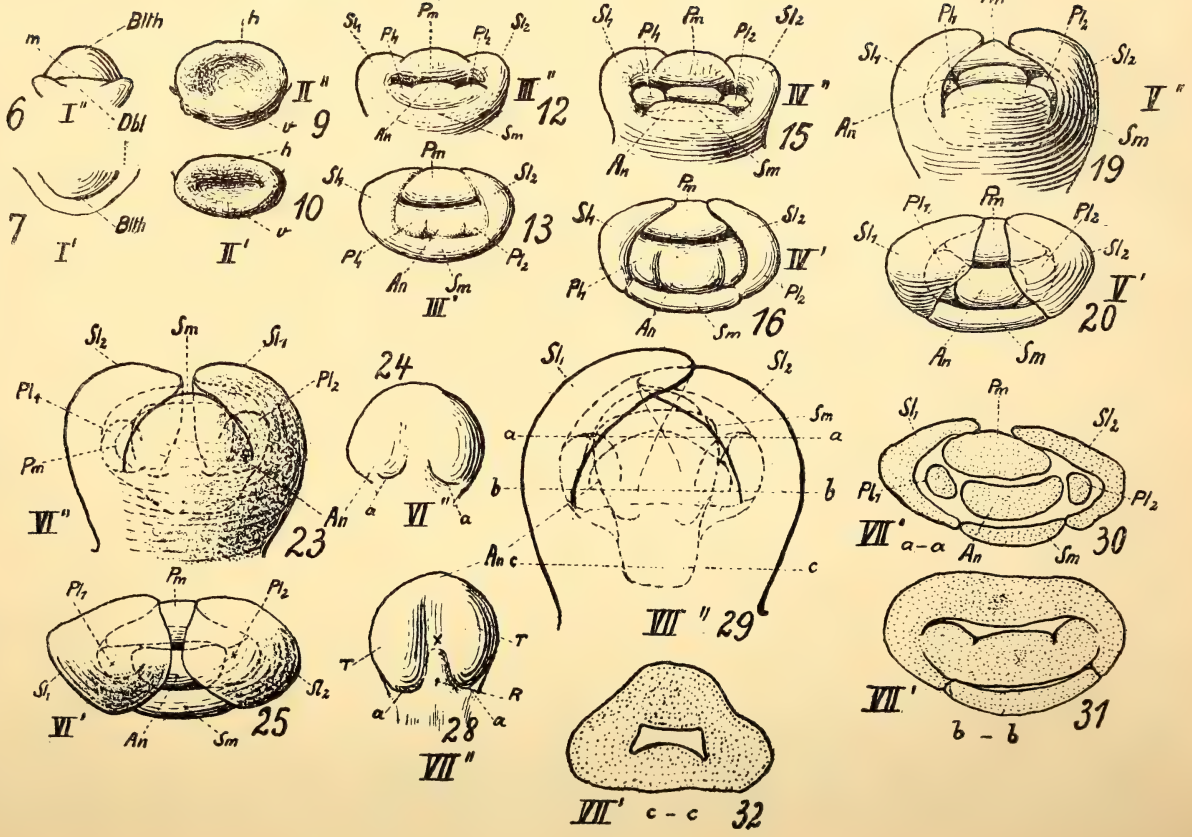


Fig. 6.

Stad. I: *6—8*) Blütenhöcker vom 28. Aug. 1912. Vergr. 70 : 1.

6) Aufriß.
7) Grundriß.
8) med. Längsschnitt (siehe unten).

Stad. II: *9—11*) Blütenbecher vom 26. Aug. 1912. Vergr. 70 : 1.

9) Aufriß.
10) Grundriß.
11) med. Längsschnitt.

Stad. III: *12—14*) Blütenknospe vom 10. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

12) Aufriß.
13) Grundriß.
14) med. Längsschnitt.

Stad. IV: *15—18*) Blütenknospe vom 10. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

15) Aufriß.
16) Grundriß.
17) med. Längsschnitt.
18) seitlich geführter Parallelschnitt zu *17*).

Stad. V: *19—22*) Blütenknospe vom 10. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

19) Aufriß.
20) Grundriß.
21) med. Längschnitt.
22) seitlich geführter Parallelschnitt zu *21*).

Stad. VI: *23—27*) Blütenknospe vom 15. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

23) Aufriß.
24) Antherenanlage v. innen.
25) Grundriß.
26) med. Längsschnitt.
27) durch eine Theca geführter Parallelschnitt zu *26*).

Stad. VII: *28—34*) Blütenknospe vom 29. Sept. 1912. Vergr. 70 : 1.

28) Anthere von innen.
29) Knospe im Aufriß.
30) Querschnitt nach *a—a*.
31) Querschnitt nach *b—b*.
32) Querschnitt nach *c—c*.
33) med. Längsschnitt.
34) Parallelschnitt durch eine Theca geführt.
35) Parallelschnitt zwischen *33* und *34*.

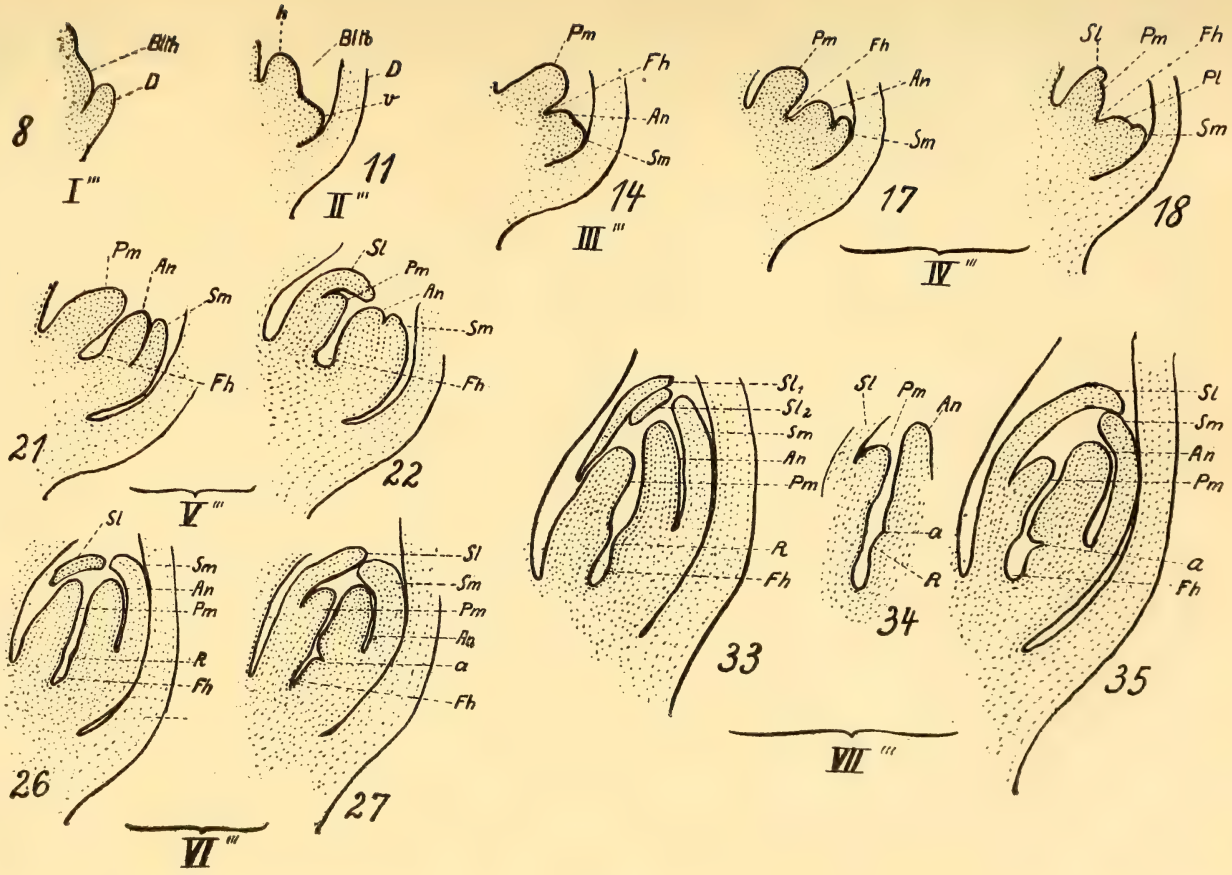


Fig. 6.

Abnorm ist auch das relative Voraneilen der Anthere, die gleichzeitig mit den lateralen Petalen entsteht.

In diesem Stadium erscheinen also die Knospenteile etagenförmig angeordnet; ihre Spitzen liegen in einer schiefen Ebene, die von vorn nach hinten steigt. In der Knospenanlage ist diese Ebene im Kontakt mit dem Deckblatt. Die Vermutung liegt nun nahe, daß diese Entwicklungsabnormität eine mechanische Wachstumhemmung ist; verursacht durch die angepreßte Bractee. Als eine solche Störung wäre darnach schon die unregelmäßige Entwicklung des Blütenbecherrandes aufzufassen. Der experimentelle Beweis dieses Problems ist nicht leicht zu führen, sicher nicht an Himantoglossum; die Amputation der Deckblattanlage hätte nicht nur eine starke Verletzung des Vegetationskegels zur Folge, es würden noch mehr die vegetativen Organe, die teilweisen Ernährer der Pflanze geschädigt, so daß eine ungestörte Entwicklungsfolge ausgeschlossen wäre.

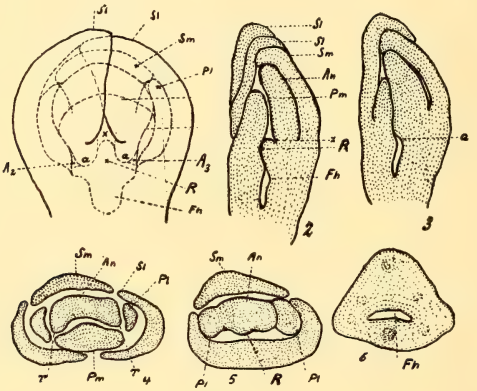


Fig. 7.

Stad. VII: 1—6) Blütenknospen vom 27. Oktober 1912. Vergr. 35 : 1.
1) Ansicht von der Lippe her.
2) Medianer Längsschnitt.
3) Parallelschnitt zu 2 durch die Theca geführt.
4) Querschnitt durch den Perigon.
5) Querschnitt auf der Höhe des Rostellums geführt.
6) Querschnitt durch den Fruchtknoten.

Schon in Stadium III (Fig. 6, *12. 13*) sind zwischen den einzelnen Organen schwache Furchen sichtbar. Mit fortschreitender Differenzierung wird die Begrenzung ausgeprägter (Fig. 6, *16. 20*). Von diesen Furchen zu unterscheiden ist die starke transversale Falte *Fh*, begrenzt durch das Labellum hinten, durch die Anthere und die paarigen Petalen vorn und seitlich. Ihre Entstehung wie ihre Bedeutung ist wesentlich anders:

Bei den beschriebenen Wachstumvorgängen hat sich nämlich die zentrale Zone des Blütenbechers nicht, oder nur sehr wenig beteiligt. Die Wirkung ist ein relatives Einsinken dieser Partie, was schließlich zur Bildung einer achsialen Blütenhöhle führt. Die medianen Längsschnitte aufeinanderfolgender Stadien (Fig. 6, *11. 14. 17. 21. 26. 33.* etc.) bringen diese relative Einfaltung der Blüten-

höhle *Fh*, der nachmaligen Fruchthöhle, zur Darstellung. Die Auskleidung der Höhle besteht aus den dichtgedrängten plasmareichen Zellen des Protoderms, wie sie auch an den Blütenhöckern auftreten (Fig. 5, *1. 2*). Um die Anordnung der Zellen in den Zeichnungen schematisch zu charakterisieren, sind die Zellzentren durch Punkte angedeutet.

Die weitere Entwicklung der Blumenblätter nimmt mit Ausnahme der Lippe gleichmäßigen Verlauf. Stad. V (Fig 6, *19. 20. 22*) zeigt, wie sich die paarigen Sepalen über die andern Knospenteile zu wölben beginnen, wie sie mehr und mehr schalenförmig werden. Mit ihren hintern, seitlichen Rändern überflügeln sie das Labellum bis zur gegenseitigen Berührung; mit den obern Rändern, den Blattspitzen aber gelangen sie zur gegenseitigen Deckung

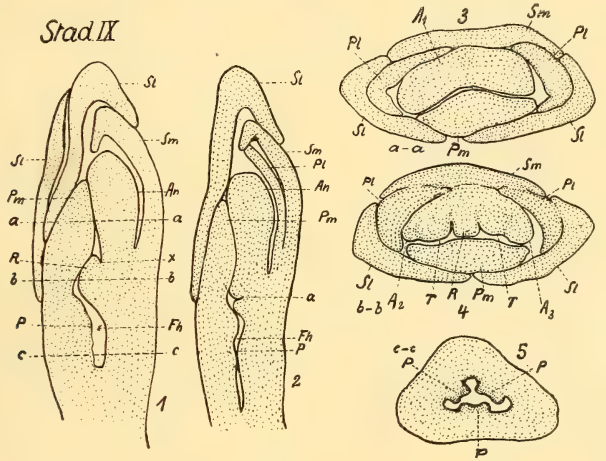


Fig. 8.

Stad. IX: *1—5*) Blütenknospen vom 27. Oktober 1912. Vergr. 35 : 1.
1) medianer Längsschnitt.
2) Parallelschnitt zu *1* durch eine Theca geführt.
3) Querschnitt durch das Perigon nach *a—a*.
4) Querschnitt in der Höhe des Rostellums nach *b—b*.
5) Querschnitt durch den Fruchtknoten nach *c—c*.

(Fig. 6, *23. 29*; Fig. 7, *1. 2* etc.). Es schiebt sich das eine laterale Sepalum über das andere hinweg; das rechte überdeckt das linke bei rechtsläufiger Grundspirale, das linke das rechte bei linksläufiger Grundspirale (Fig. 5, *5*), eine Erscheinung, die sich hübsch nach den Prinzipien der Raumausfüllung erklären läßt.

Das unpaarige Sepalum besitzt im Zwischenstadium V—VI rapides Wachstum (vielleicht eine Reaktion auf die vorangegangene Hemmung) und erlangt die Ausdehnung der lateralen Sepalen. Dabei legt es sich innig an letztere an, an der Spitze sogar sich unter dieselben schiebend. In der reifen Blütenknospe (Fig. 10, *8*) ist der unterschobene Rand zu einer Rinne ausgebildet, in die sich die deckenden Ränder der lateralen Sepalen legen und so die feste Verbindung V dieser Helmblätter erzeugen. Die Form des

medianen Sepalums, die es dann auch zeitlebens beibehält, ist flachschalig, eliptisch.

An die Grenzlinien von Sl_1 und Sl_2 mit *Sm* legen sich die linear sich entwickelnden paarigen Petalen eng an (Querschnitte der Stadien V und ff.). Der äußerst innige Kontakt dieser 5 Perigonblätter bedingt eine festgeschlossene Hülle um die innern Organe. Erst zur Blütezeit wird sie durch das Labellum gesprengt und helmförmig ausgebreitet.

Von dieser gleichartigen Entwicklung weicht das sechste Perigonblatt, das Labellum, ab. Seine kräftige Anlage, die noch

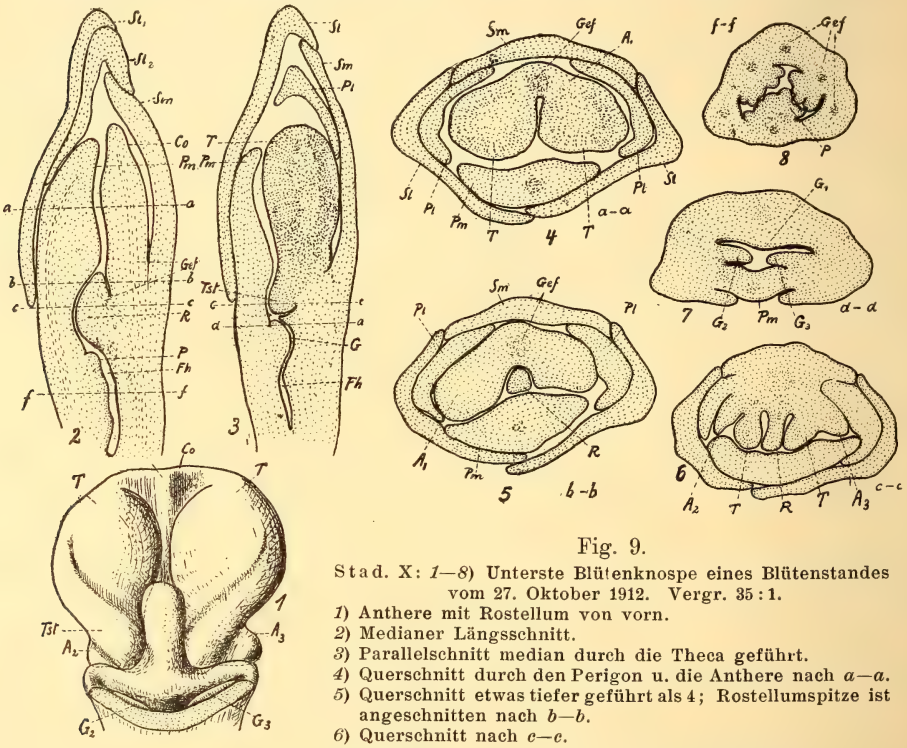


Fig. 9.

Stad. X: *1—8*) Unterste Blütenknospe eines Blütenstandes vom 27. Oktober 1912. Vergr. 35 : 1.

1) Anthere mit Rostellum von vorn.
2) Medianer Längsschnitt.
3) Parallelschnitt median durch die Theca geführt.
4) Querschnitt durch den Perigon u. die Anthere nach *a—a*.
5) Querschnitt etwas tiefer geführt als 4; Rostellumspitze ist angeschnitten nach *b—b*.
6) Querschnitt nach *c—c*.
7) Querschnitt nach *d—d* (noch tiefer geführt als *5*).
8) Querschnitt durch den Fruchtknoten nach *f—f*.

einen Teil des dorsalen Becherrandes umfaßt (Fig. 6, *12. 13*), läßt besonderes Verhalten erwarten. Anfänglich die Größe der paarigen Sepalen einnehmend, zeigt es mit Stadium V einsetzendes, relativ verzögertes Wachstum. Bis Stadium X (älteste Blüte eines Blütenstandes vom 27. Oktober 1912) ist die Lippe das niedrigste Organ. Im Monat November beobachten wir die Gegenwirkung in einem stark beschleunigten Wachstum. Die breite, zungenförmige Labell-Anlage ändert dabei ihre Gestalt so, daß sie am besten mit der Form eines menschlichen Rumpfes verglichen werden kann (Fig. 10, *1*). Der untere Teil ist beckenförmig; das Mittelstück, lendenartig eingezogen, besitzt dreieckförmigen Querschnitt (Fig. 9, *5*; Fig. 11, *1*;

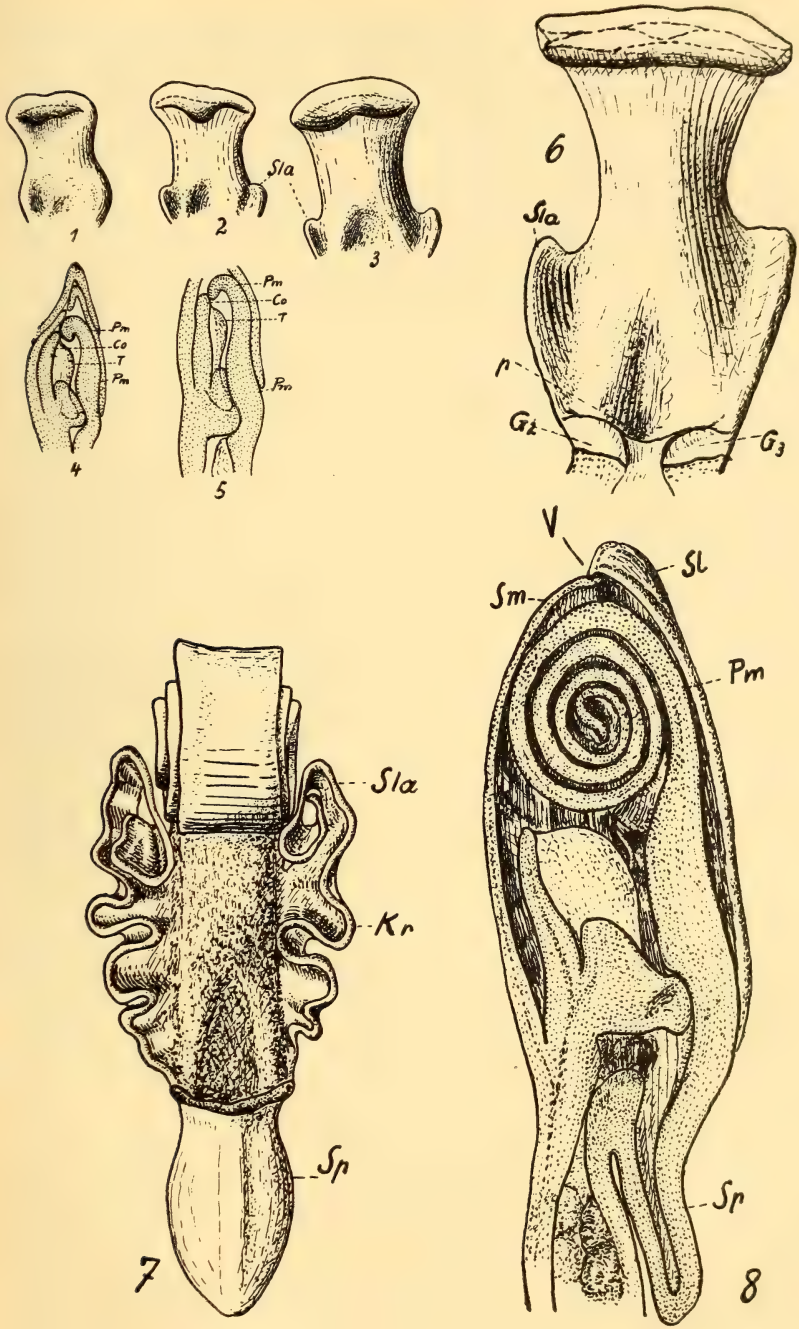


Fig. 10.

1) Lippe von vorn, beginnende Umkrempelung. Blütenkn. v. 23. Nov. 1912. Vergr. 35 : 1.
2) Dasselbe in vorgerückterem Stadium. Anlage der Seitenlappen. Vergr. 35 : 1.
3) Dasselbe vorgerückter. Vergr. 35 : 1.
4 u. *5*) Anfangsstadium der Lippeneinrollung im medianen Längsschnitt. Vergr. 35 : 1.
6) Lippe von innen, 9. März 1913. Vergr. 15 : 1.
7) Lippe von innen, Stadium vor dem Aufblühen. Vergr. 5 : 1.
8) Med. Längsschnitt durch eine Knospe vor dem Aufblühen. Vergr. 5 : 1.

Fig. 12, *11*), während die Spitze wieder flach zungenförmig ist. Die den Hüften entsprechenden Stellen sind die Ausgangspunkte der zwei Seitenlappen *Sla*, wie Fig. 10, *2. 3* bestätigen. Durch das intensive Wachstum der Lippe entsteht nach kurzer Zeit Kontakt mit den übrigen Perigonblättern. Ihre festgeschlossene Hülle aber lenkt die Labellspitze nach unten ab (Fig. 10, *4*), wo sie durch das schaufelförmige Konnektiv *Co* aufgenommen und über die Thecae weitergeleitet wird, dem Lippenkörper zu (Fig. 10, *5*). Es findet also eine Umkrempelung der Labellspitze statt, bei der sich der Blütenhelm und die Antherenspitze wesentlich beteiligen.[1]) Das fortschreitende Wachstum und der dreiseitige Widerstand bedingen schließlich ein uhrfederartiges Einrollen der Lippenspitze (Fig. 10, *6. 7*). Die räumlichen Verhältnisse gestatten, die Knospenlage der Lippe als eine mechanische Erscheinung aufzufassen. Der Versuch, diese Auffassung experimentell zu stützen, mißlang. Die beim Aufschlitzen des Blütenhelmes entstehenden Wunden genügten, das Wachstum aufzuheben und der Fäulnis Angriffspunkte zu verschaffen.

Eine ähnliche Einrollung erfahren auch die Seitenlappen der Lippe. Sie wird durch die lateralen Sepalen und den Lippenkörper selbst eingeleitet. Die Rollachsen stehen senkrecht zur Lippenebene, denn durch die ablenkenden Sepalen wird der Lappen vor der Rollung um 90 Grad aufgedreht. Randlich entstehen dabei durch die einseitige Stauchung kunstvolle Krempelungen (*Kr*, Fig. 10, *7*).

Die Aktivität dieser drei Rollen kommt gespannten Federn gleich. In Anwendung gelangen sie beim Öffnungsmechanismus der Knospe.

Während dieser terminalen Wachstumsvorgänge des Labells wirkt intercalares Wachstum der Lippenbasis stark formverändernd, besonders intensiv ist es in der medianen Partie direkt über der Lippeninsertion. Das Resultat ist eine sackförmige Ausstülpung nach hinten (*Sp*, Fig. 10, *6*; 11, *11*), die sich parallel an die Blütenachse legt (Fig. 12, *12. 13*). Es ist dies die Anlage des Sporns. Der Ausstülpung folgt auch der Mittelnerv der Lippe (Fig. 12, *12*). Aber auch der vordere Teil der Lippenbasis erleidet eine rinnige Einsenkung, so daß sich das kurze Lumen der Spornhöhle gleichsam in diese erweitert (Fig. 12, *2—7*) und in das gewölbte schmale Mittelstück ausläuft (Fig. 12, *8—11*).

Die Seitenlappen erscheinen nunmehr flügelartig am Lippenkörper inseriert. Nach dieser endgültigen Formveränderung der Lippe spezialisieren sich die Epidermiszellen der Spornhöhle, der Rinne und der Innenfläche des angrenzenden Mittelstückes zu feinwandigen plasmareichen Papillen.

Mit der Entwicklung der Perigonblätter schreitet auch die Ausbildung der Staub- und Fruchtblätter einher. Besonderes Interesse bietet die gleichzeitige Entstehung der blütenbiologisch so

[1]) Ökologisch ist die anfängliche Wachstumsverzögerung der Lippe dadurch erklärt. Sie steigert ihr Wachstum erst dann, wenn sich die Anthere und der Blütenhelm soweit entwickelt haben, wie es für ihre Formgestaltung nötig ist.

wichtigen Einrichtung, an deren Bildung sich bekanntlich[1]) beide Organkreise gemeinsam beteiligen.

Fortschreitend in der Beschreibung der Gestaltentwicklung der generativen Blütenkreise, wollen wir an Hand der Abbildungen zugleich auch die Entwicklung dieser Bildungen verfolgen.

Fruchtblätter: Der Entstehungsort der Fruchtblätter ist die hohle Blütenachse, aus der der unterständige Fruchtknoten hervorgeht. An der Blütenachse beobachten wir vorerst eine allgemeine Vergrößerung, besonders eine achsiale Ausdehnung (Stadium VII—XI), die in den jugendlichen Stadien auf intercalarem Wachstum und später durch bloße Zellvergrößerung erreicht wird. Die äußere Form entspricht einem dreiseitigen Prisma, das mit einer Seitenfläche der Blütenstandachse anliegt; ihr Querschnitt ist also dreieckig. Anfänglich besitzt sie flaches Lumen (Fig. 6, *32*; Fig. 7, *6*), später wird es ebenfalls dreieckig und zwar in gleicher Stellung wie der äußere Umriß. Im Zwischenstadium VIII, IX (anfangs Oktober) tritt im Protoderm, welches die Achsenhöhle auskleidet, in drei Längsstreifen lebhaftes Wachstum ein. Im Querschnitt c – c (Fig 8, *5*) zeigen sich die entsprechenden Neubildungen schon als drei einrinnige Erhöhungen (*P*). Auf den Rinnenrändern entspringen alternierende Höcker, aus denen sich bis zum reifen Knospenstadium reichverzweigte Äste entwickeln (Fig. 12, *1*). Jedes Zweigende wird zu einer Samenanlage. Die drei Längsstreifen sind also nicht anders als die drei Plazenten, mit deren Hilfe wir die Dreizahl der Fruchtblätter und ihre episepale Anordnung feststellen können, denn im übrigen ist der Querschnitt durch die Blütenachse völlig einheitlich, allerdings mit Ausnahme der durch englumige Zellen charakterisierten Gefäßbündelanlagen. Die sechs Anlagen derselben sind zu dreien episepal, zu dreien epipetal angeordnet.

In den Winkelzonen, wo sich die Fruchtblattränder zu den Plazenten umbiegen, setzt mit Stad. VII in den betreffenden Protodermzellen intensive Längsteilung ein. Den übrigen Epidermiszellen der Fruchthöhle gegenüber sind sie bei gleicher Längenausdehnung englumig. Bis zur Anthese verfolgt, erweisen sie sich als die sezernierenden Zellen der von Hofmeister[2]) und später von Guignard[3]) erwähnten Pollenschlauch-Leitungswege.

Betrachten wir die vordere Wand der Fruchthöhle von innen (wir wollen infolge die Blütenknospe so orientieren, daß die Lippe vorn ist, also in der Stellung der resupinierten Blüte), so ist in Stadium III, IV, V festzustellen, wie glatt sie in die Anlage der Anthere übergeht. In Stad. VI aber sind auf der Antherenninnenseite zwei schwache, laterale, nach unten konvexe Furchen „a“ sichtbar, die sich median nach oben entwickeln bis gegen die Antherenspitze (Fig. 6, *24*). Wenig über der Umbiegung wird durch zwei

[1]) Wolf, a. a. O.

[2]) Hofmeister, a. a. O. p. 684.

[3]) Guignard, Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées. (Ann. d. sc. nat. bot. Sér. 7. T. IV. p. 202.)

opponierte Seitenfurchen der Bogen x gebildet Stad. VII (Fig. 6, *28*). Nach der allgemeinen Auffassung der Orchideenblüte wird diese jochförmige Linie a—x—a von großer Bedeutung; sie trennt morphologisch die obenliegende Anthere (♂ Geschlecht) von der untenliegenden Fruchthöhle (♀) ab (Fig. 6, *27. 35*). Zustande kommt diese Trennungslinie durch bevorzugtes Wachstum in den Zonen der lateralen Antherenhälften oberseits und der medianen, zum Teil zwischen die beiden ersten greifenden Partie (*R*), unterseits. Dieser letztere Höcker entspricht (bei der Annahme der geschlechtertrennenden Linie a—x—a) der Spitze des hintern Fruchtblattes und muß somit als medianer Narbenlappen bezeichnet werden. An den folgenden Stadien überzeugen wir uns leicht, daß dieser Narbenlappen den Ursprung des Rostellums (= Rostellumfortsatz + Bursicula) bildet. Bevor wir aber näher auf diese Verhältnisse eingehen, wollen wir uns nach den Narbenlappen der lateralen Carpelle umsehen und zweckmäßig den Anfang der Antherenentwicklung voranstellen.

In den seitlich der Medianen geführten Längsschnitten von Stad. XI (Fig. 10, *6*; 11, *3*) fallen uns zwei bei der Lippeninsertion entspringende Anhängsel (G_3 G_2) zum ersten Mal als selbständige Organe auf. Die Lage dieser lappenförmigen Wülste ist interplazental, so daß uns nichts hindert, sie als laterale Fruchtblattspitzen oder Narbenlappen aufzufassen. Ohne jeden Zweifel gelingt uns ihre Deutung in folgendem Stadium: Während sich der leichte Absatz (*Sp*, Fig. 11, *10. 11*) bereits zum Sporn ausgestülpt hat (Fig. 12, *12*), nehmen sie, nunmehr isoliert, stark an Größe zu und schicken sich an, die Fruchthöhle zu überdecken, sie abzuschließen (Fig. 12, *13. 14*). Ihr Protoderm bildet sich gleichzeitig als papillöses Gewebe, als typisches Narbengewebe aus. G_2 und G_3 sind in der Tat die lateralen Narbenlappen. Es ist nun nicht schwer, die Anlagen dieser Organe in geeigneten Längs- und Querschnitten bis hinunter zu Stad. VII festzustellen. Zum Auftreten des papillösen Gewebes ist zu bemerken, daß sich solches auch im Staubweg und besonders an der Basis des medianen Narbenlappens ausbildet (*Np*, Fig. 13, *1 2*). Bekanntlich gibt die Literatur[1]) an, daß nur die beiden lateralen Narbenlappen empfängnismäßig seien. Wenn nun nicht jede anatomische und tinktionelle Übereinstimmung täuscht, so muß auch der med. Lappen fähig sein, Pollen zum Keimen zu bringen.

Staubblatt: Die bei der Antherenanlage (Fig. 28, Taf. V) erwähnten lateralen Zonen mit erhöhtem Wachstum sind die Anfänge der Thecae-Bildung. Ihre Entwicklung gestaltet sich so, daß es scheint, sie modellieren sich keulenförmig aus der Grundlage heraus, das schaufelförmige Konnektiv zurücklassend (Fig. 6, *28. 71. 91*). Der dünnere Teil der Thecae (Thecaestielchen) ist nach unten gerichtet. Vom obern dickern Teil ist er median abgebogen, so daß die beiden Gebilde gegen das Rostellum konvergieren. Die

[1]) z. B. Darwin, Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übersetzung Carus. 1899. p. 215.

Antherenhälften bleiben mit dem Konnektiv auf der ganzen Länge verwachsen bis auf ein kleines Stückchen am unteren Ende der

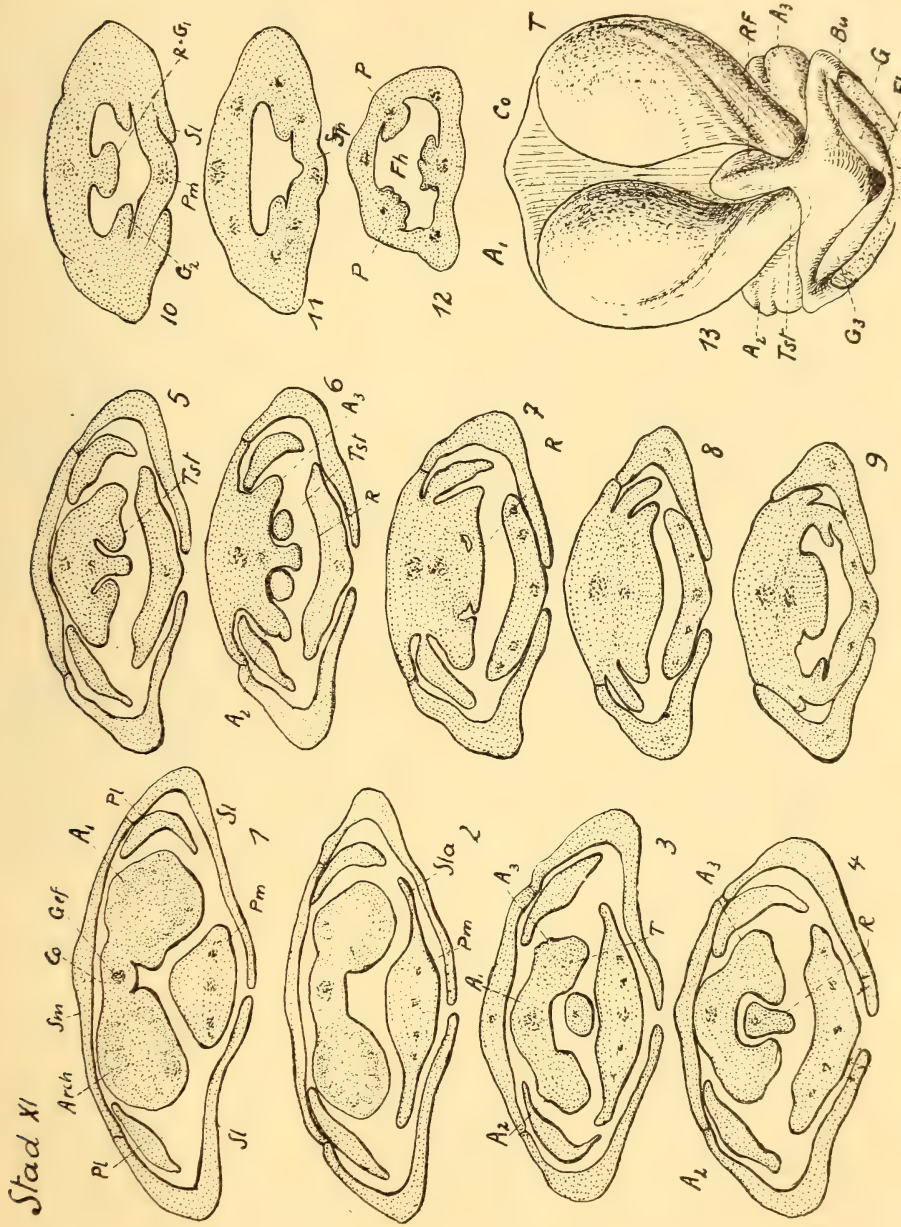


Fig. 11. *1–13*) Blütenknospe vom 9. März 1913. Vergr. 25:1. *1–12*) aufeinanderfolgende Querschnitte vom Perigon bis zum Fruchtknoten. *13*) Gynostemium von vorn.

Thecaestielchen; es lösen sich diese frei von der Unterlage los (Fig. 9, *3*; Fig. 11, *6*) oder es hat mindestens eine morphologische Differenzierung der Gewebe statt. Begünstigend für dieses Lostrennen ist ein mehr oder weniger starkes Wachstum der Thecae-

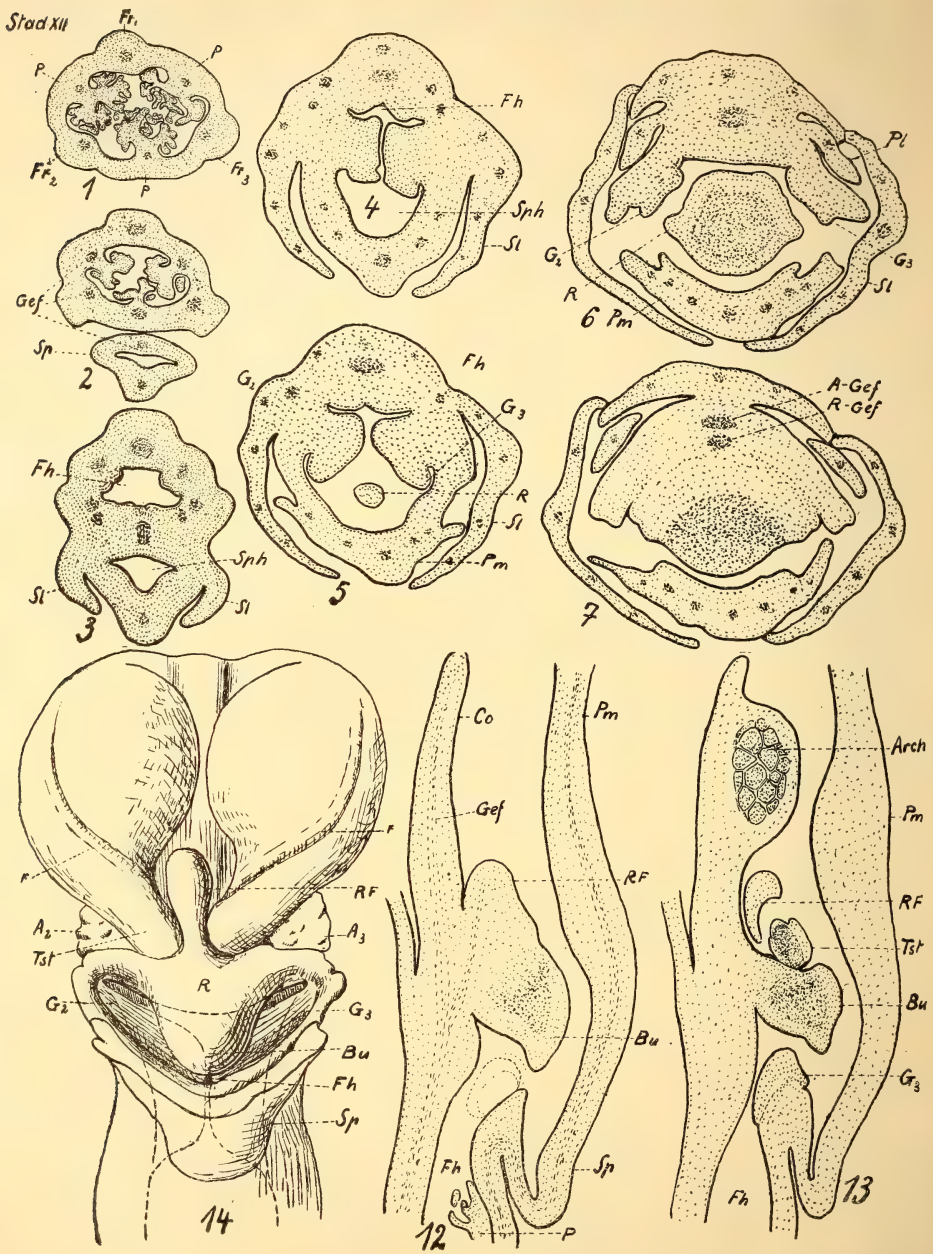


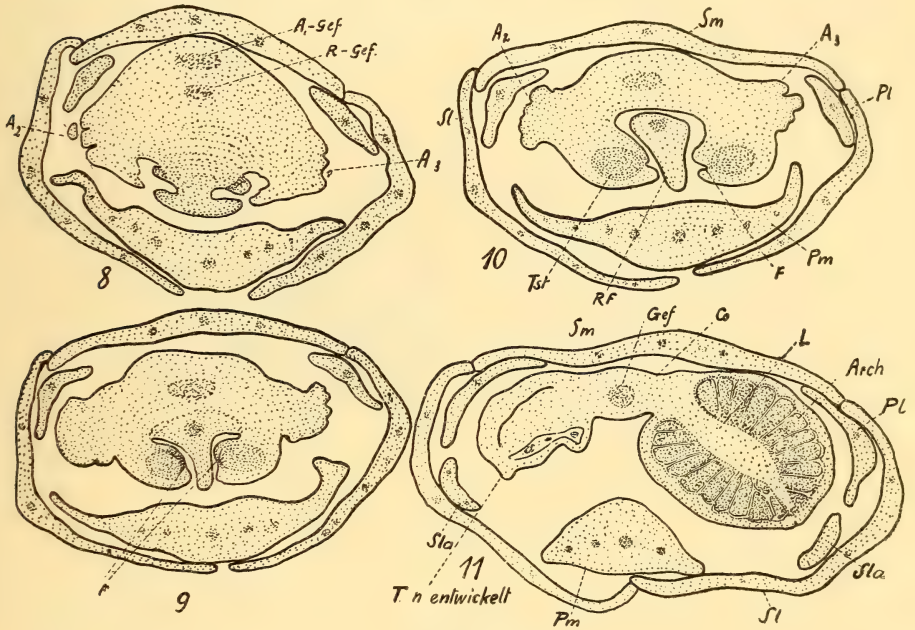
Fig. 12.

Stad. XII. Blütenknospen vom 10. April 1912. Vergr. 20 : 1.

1—11) aufeinanderfolgende Querschnitte von der Mitte des Perigons und der Anthere bis zum Fruchtknoten.
12) Med. Längsschnitt.
13) Parallelschnitt zu *12*, etwas seitlich geführt.
14) Gynostemium von vorn.

stielchen. Das freie Stück Konnektiv bildet in diesem Falle das kurze Filament.

Bei der Abgrenzung der konvergierenden Thecae bleiben seitlich, an der Basis der zungenförmigen Antherenanlage 2 Restkörper zurück: A_2 und A_3 Stadium VIII (Fig. 7, *l*), Stadium X (Fig. 9, *l*). Im Laufe der Entwicklung werden sie etwas hinter die Anthere und das Rostellum gedrängt, zeigen höckeriges Aussehen (Fig. 11, *13*; 12, *14*) und besitzen reichlich Raphideneinlagerungen. In Stadium XI—XII nehmen die Raphidenzellen so stark zu, daß diese Körper im aufgehellten Knospenpräparat (Phenol) förmlich schwarz erscheinen. (Als ähnlicher Ablagerungsort funktionieren die Perigonblätter; die Absetzung ist hier im Stadium V



(Zu Fig. 12.)

am auffälligsten.) Die ontogenetische Deutung dieser Körper ist in Stad. XI und XII möglich: es sind die Anlagen der Staminodien. Den früher gebrauchten Ausdruck Antherenanlage (*An*) müssen wir demnach insofern korrigieren, daß darunter der Anlagekomplex des fertilen mit den zwei sterilen Staubgefäßen verstanden ist ($An = A_1 + A_2 + A_3$). Was nun die diagrammatische Anordnung der Staminodien betrifft, müssen wir sie wohl demselben Kreise zuweisen, zu dem die fertile Anthere gehört, also zum äußern; denn ihre Anlage erfolgt doch immer seitlich, fast etwas dorsal gerückt, nie aber vor dem Staubblatt.

Wenn Pfitzer[1]) durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, an *Orchis Morio* ausgeführt, zum gleichen Resultate

[1]) Pfitzer, a. a. O. p. 167.

gelangt, kann ich auf seine Ausführungen doch nicht eingehen. Nach Pfitzer legen sich die Staminodien als selbständige Höcker episepal rechts und links vom Labellum an. Nach seinen Abbildungen (Taf. III, Fig. 17, *20*; Taf. IV, Fig. 11, *c*) soll im Laufe der Entwicklung eine Verlagerung derselben an die fertile Anthere stattfinden. Diese Abweichung im Tribus der Ophrydeen wäre merkwürdig. Blütenknospen von *Orchis Morio*, am 16. Dezember 1913 fixiert, ergaben bei ihrer Untersuchung, daß offensichtlich eine Täuschung Pfitzers vorliegt. Schon die Abbildungen Hofmeisters und Wolf's l. c. bestätigen die einheitliche Anlage der fertilen Antheren mit den Staminodien.

Merkwürdig wird eben die mediodorsale Lage der Staminodien immer bleiben. Ich frage mich überhaupt, ob der Ort, an dem sich das (wohl durch Raum- und Ernährungsverhältnisse be-

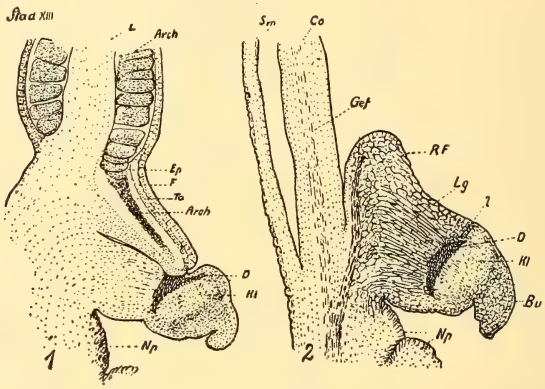


Fig. 13.
Stad. XIII: Blütenknospen vom 26. April 1912. Vergr. 15 : 1.
1) Medianer Längsschnitt durch eine Theca.
2) Medianer Längsschnitt durch das Rostellum.

dingte) rudimentäre Organ anlegt und phylogenetisch entstanden ist, bei der geometrischen Betrachtung solcher Blüten, eine Erörterung zuläßt. Für das Diagramm wird vorerst nur ihre Anwesenheit wesentlich sein. Und wenn wir dann theoretisch ihre geometrische Lage ermitteln wollen, so kann dies nur auf Grund pelorischer Monstrositäten (Atavismen) angebahnt werden, wie Gérard[1]) es tat, nicht aber entwicklungsgeschichtlich.

Rostellum: Im medianen Längsschnitt (Stad. VII, Fig. 6, *33*) bemerken wir seine primäre Anlage als schwache Anschwellung (*R*). Eigentlich ist seine Entstehung schon in Fig. 26 angedeutet. Bracteenähnliches Wachstum dieser Erhöhung bedingt allmählich ein Überschieben über die oberen Teile Fig. 7, *2*. Ausgiebig kann sich dieser Vorgang aber nur in den Medianen gestalten, indem sich zwischen die Antherenfächer ein Fortsatz, der Rostellum-

[1]) Gérard, Sur l'homologie et le diagramme des Orchidées. (Ann. sc. nat. Sér. VI. T. 8.)

fortsatz, vordrängt (Fig. 9, *1*). Das Divergieren der Thecae erlaubt ihm, sich basidienförmig auszubreiten (Fig. 11, *13 RF*). Seitlich wird ein solches Überschieben durch die Anwesenheit der Thecaestielchen gehemmt. Immerhin erfolgt aber auch hier ein schwaches Überwallen und was besonders wichtig ist, ein inniger Kontakt der beiden Organe (Fig. 12, *13*). Eine schwache Stauung des Rostellums findet auch im Gebiete der Staminodien statt (Fig. 9, *1*; Fig. 11, *13*; Fig. 12, *14*). Zum Ausdruck kommen dadurch die seitlichen bandförmigen Gebilde, die vom medianen Narbenlappen (vom Rostellum) zu den lateralen Narbenlappen und der Lippenbasis überleiten (Fig. 9, *1* etc.).

Formverändernd für das Rostellum ist ferner das mit Stadium XI eintretende terminale Wachstum seiner Basis. Kinnförmig entwickelt sich letztere in die gleichzeitig entstehende Höhlung des Lippenspornes (Fig. 12, *12. 13. 5. 6*). Dieser untere Teil des Rostellums wird zum Beutelchen.

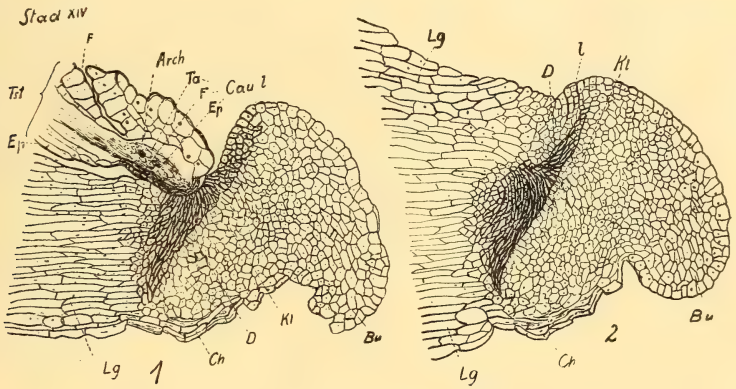


Fig. 14.

Stad. XIV: Blütenknospen vom 4. Mai 1912. Vergr. 35 : 1.
1) Medianer Längsschnitt durch Beutelchen und schief angrenzende Thecastielchen.
2) Medianer Längsschnitt durch das Rostellum.

Im Innern des Beutelchens finden in der Folge zweierlei Vorgänge statt: eine Gewebeumbildung und Gewebedesorganisation; es erfolgt die Ausbildung der Klebdrüse. Die Gewebeumbildung lokalisiert sich auf eine scheibenförmige Gewebepartie (*D*, Fig. 13, *1*). Sie besteht in hyaliner Verdickung der Zellmembranen, die intensiv Hämotoxylin speichern, im Ehrlich-Biondi'schen Farbengemisch sich grün färben, also basisch reagieren. Mit Jod und Schwefelsäure behandelt, tritt Zellulose-Reaktion ein. Um eine Zelluloseverschleimung scheint es sich jedoch nicht zu handeln, denn sie färben sich stark mit Rutheniumrot. Die Lage der Scheibe ist senkrecht zur Längsachse des Rostellums (Fig. 13, *1*, *2*). Deckelförmig sitzt sie im oberen Teil des Beutelchens, direkt unter den nun etwas nach vorn gezogenen Thecaestielchen Fig. 13, *1*, ein Längsschnitt in Richtung der Längsachse einer Theca bringt dieses zur Darstellung. Die Bildungszone der Scheibe ist, wie

oben angedeutet, subepidermal; die randliche Begrenzung beträgt 3—4 Zellschichten. An den Stellen aber, wo die Thecaestielchen mit dem Rostellumgewebe in Kontakt kommen, hat die Gewebeumbildung auch an der Oberfläche statt. Die betreffenden Epidermal- und Subepidermal-Zellen erleiden zudem Gestaltveränderung; sie strecken sich senkrecht zur Oberfläche und strahlen basal divergierend in die Scheibe aus (Fig. 13, *1*). Es besitzt die Scheibe hier zwei schwache Höcker. Aber auch die nächstliegenden Epidermiszellen um die Berührungstelle, also die Zellen in der Überwallungsfurche unterliegen der charakteristischen Umbildung. Stadium XIV (Fig. 14, *1*). Die so vervollständigte Scheibe tritt nun mit einer schmalen transversalen Zone breit zu Tage, mit Ausnahme der Stellen, wo sie sich unter dem Hals des Rostellumfortsatzes hindurchzieht (Fig. 14, *2*) und beiderseits mit den Basen der Thecae tangiert (Fig. 14, *1*). Der Transversalschnitt der Scheibe ist schwach gewölbt (Fig. 15, *2*).

Der Gewebedesorganisation unterliegt der halb ellipsoidische Komplex (*Kl*), der unten an die Scheibe grenzt. Die Organbezeichnung Beutelchen erhält jetzt ihre Begründung, indem die Scheibe und dieser verschleimende Komplex den Inhalt desselben darstellen. Die Desorganisation macht sich schon im Stadium XII bemerkbar. Sie beginnt mit dem Verschleimen des Zellinhaltes, mit der Auflösung der Zellmembranen und endigt in der Bildung einer klebrigen, fast strukturlosen Masse. In Reaktion mit Jod und Schwefelsäure erweist sich diese Klebmasse durch ihre gelbbraune Färbung als Schleim. Noch vor der Blütezeit ist die Verschleimung des Bursicula-Kernes beendigt. Das Schleimklümpchen breitet sich flach an der Grundfläche der Scheibe aus (Fig. 15, *1*). Es kommt zu einem Loslösen der Masse von der Beutelchenwand (Fig. 15, *1. 2*). Klebmasse und Klebscheibe bilden zusammen die Klebdrüse[1]) des Pollinariums. Der Übergang beider ist vermittelt; die Membranen der begrenzenden Scheibenzellen ragen in die Klebmasse und lösen sich hier auf.

Während dieser stofflichen Umsetzungen des Beutelcheninhaltes haben die Zellen seiner hinteren Wand im Bereiche der Klebmasse bemerkenswerte strukturelle Ausbildung erhalten. Die 3—4 daselbst wandbildenden Zellschichten bestehen aus parallel zur Oberfläche stabförmig gestreckten Zellen (Fig. 14, *1. 2*, 15, *1. 2*). Die zuweilen auftretenden Stauungen verursachen die oft unregelmäßige Umrißlinie. Diese bisweilen etwas viszinös aufgelösten Zellen bilden so ein elastisches Ligament, nach dessen zu erörternden Funktion wir es als Scharnier (*Ch*) bezeichnen.

Auf der dem Scharnier opponierten Seite beobachten wir in den medianen Längsschnitten (Fig. 13, *2*; Fig. 14, *2*) an der mit „*l*“ bezeichneten Stelle eine deutlich sich präformierende Rißlinie; eine vorgebildete Trennungslinie zwischen Bursicula und Rostellumfortsatz.

---

[1]) Klebdrüse in der Blütenbiologie, auch Klebmasse genannt, also im weiteren Sinne aufgefaßt.

Von Interesse ist der anatomische Bau des Rostellumfortsatzes. In medianen Längsschnitten noch junger Stadien (Fig. 9, *2*) ist schon die Anlage eines dorsalen starken Gefäßbündels zu bemerken. Es zweigt von dem der Anthere ab und zieht sich bis in die Spitze des Rostellumfortsatzes (Fig. 13, *2*). Von diesem Gefäßbündel leiten bogig abtreibende Parenchymzellen zu langgestreckten Gewebeelementen (*Lg*) über, die konvergierend nach der Klebscheibe (*D*) strahlen. Die physiologische Deutung dieser allmählich entstehenden Struktur geht auf die eines wohlausgebildeten Leitungsgewebes, bedingt durch die Steigerung des Stoffwechels in den Geweben des sich differenzierenden Beutelchens. Die große ökologische Bedeutung, die dem bis jetzt immer etwas dubiosen Gebilde, dem Rostellumfortsatz, während der Anthese zukommt, wollen wir im nächsten Abschnitt zu begründen versuchen.

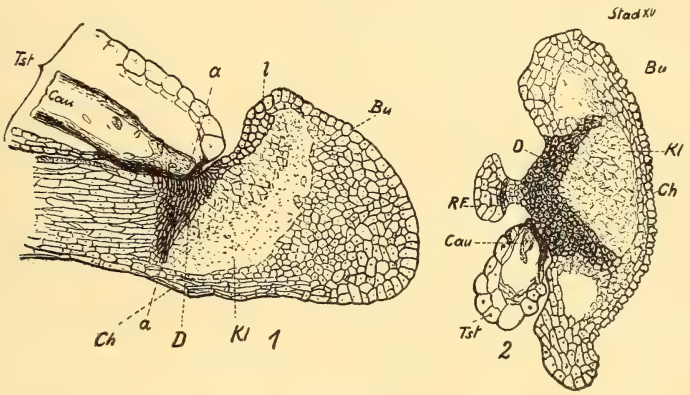


Fig. 15.

Stad. XV: Blütenknospen vom 15. Mai 1912. Vergr. 30 : 1.
1) Medianer Längsschnitt durch die Basis des Thecastielchens und des Beutelchens.
2) Querschnitt durch das Rostellum nach *a*—*a*.

Parallel mit der Differenzierung des Rostellums geht die Weiterentwicklung der fertilen Anthere vor sich. Während die beschriebene äußere Form der letzteren gewahrt wird und nur in einer dem allgemeinen Wachstum der Organe entsprechenden Vergrößerung besteht, finden im Innern die für das Staubblatt charakteristischen Vorgänge statt. Wie im zweiten Kapitel des Näheren auszuführen ist, bildet sich das Antherengewebe aus in das sporogene Gewebe, in die Wandschichten und in die Epidermis. Von innen nach außen folgen sich auf das Archespor: das Tapetum, die zu verdrängende Schicht, die Faserschicht und die Epidermis. Jede Theca-Hälfte ist gesondertes Bildungszentrum. Die Trennung der Hälften erfolgt durch eine Lamelle sterilen Gewebes (Fig. 12, *11*). Vorn schließt die Lamelle an die Epidermis an. Letztere zeigt gerade an dieser Stelle eine sich präformierende Rißfurche (*r*), die schon in ganz jungen Antheren als eine schraubenförmige Linie gekennzeichnet ist (Fig. 9, *1*; Fig. 11, *13*; Fig. 12, *14*). Es ist

dies die Anlage der bekannten Dehiszenzlinie der Antherenfächer In Stadium XII besteht die Präformierung bereits als tiefeinschneidende Furche (Fig. 12, *9. 10. 11*).

Im sporogenen Gewebe macht sich wie bei andern Ophrydeen frühzeitig die Sonderung in fächerförmig angeordneten Portionen geltend; die Anlage der Massulae.

Wie im Allgemeinen erfolgt auch hier mit der Heranbildung des Pollens die Resorption des Tapetums. Seine nicht aufgenommenen Bestandteile gehen in die viszinöse Substanz über, die die Massulae unter sich zur Pollenmasse zusammenhalten. Reichlich macht sich die Tapetumresorption an der Mittellamelle geltend. Die Auflösung ist so stark, daß der vordere Rand der Lamelle, mit der sie der Dehiszenzlinie folgt, ganz verschwindet. Das entstehende Viszin heftet die Pollenmassen beider Theca-Hälften zusammen.

Wie vorauszusehen ist, gestalten sich die Gewebedifferenzierungen in den Thecaestielchen gleich wie im Hauptteil der Theca. Zu beachten aber ist, daß sich an seiner Bildung nur die äußere Hälfte der Theca beteiligt. Das sporogene Gewebe der äußern Hälfte besitzt also zum Unterschiede der innern eine spornartige Verlängerung. Über den untern Teil dieses Sporns stülpt sich dann handschuhförmig das Tapetum, die Wandschichten und die Epidermis. Bei der Pollenentwicklung in den Stielchen benötigt das spärlich vorhandene generative Gewebe nicht die gänzliche Resorption des Tapetums. Es bleibt ein Hohlzylinder von Tapetum zurück, in dem zerstreut Tetraden liegen. Die Desorganisation des Tapetumgewebes vollzieht sich aber dennoch im gleichen Sinne wie oben: Bildung von Viszin. Nur gestaltet sich der Vorgang weit üppiger: das Tapetum des Thecaestielchens liefert eine einheitliche viszinöse Membran in Form eines Schlauches, als den wir die Caudicula erkennen.

Nach oben erweitert sich die Caudicula trompetenförmig und löst sich netzförmig in die Viszinfäden der Pollenmasse auf. Seitenständig legt sich die viszinöse Basis der Innenhälfte der Pollenmasse an.

Von den umhüllenden Zellschichten, Epidermis und Wandschichten löst sich der Tapetumzylinder im Laufe seiner Desorganisation los. Eine bemerkenswerte Ausnahme macht eine kleine dorsale Zone am freien Thecaestielchen-Ende (Fig. 15, *1. 2*). Zu dieser Zone gehört auch die Stelle, wo das Thecastielchen dem Narbengewebe (speziell der Klebscheibe) aufliegt (Fig. 15, *1. 2*). Die Ursache dieser dauernden Verbindung liegt wohl in der stofflichen Veränderung dieser Gewebepartie; sie zeigt dieselbe Gewebeumbildung wie die Klebscheibe; ihre Zellmembranen verdicken sich hyalin, speichern intensiver Hämotoxylin und geben mit Jod und Schwefelsäure die Zellulosereaktion.

Es hat sich also auf der hintern Wand der Epidermalhüllen des Thecastielchens ein fensterartiger Ausbruch differenziert, der sich auf Sohle und Ferse des Caudicula-Fußes legt. Die Membran der Caudicula ist an dieser Stelle demnach durch die Epidermis und die zwei Wandschichten verstärkt (Fig. 14, *1*; Fig. 15, *1*).

Die Vorgänge in den Thecaestielchen verlaufen synchron mit den beschriebenen im Beutelchen. Es wird damit erklärlich, daß die stofflich gleich veränderten, aneinander gepreßten Organe Klebscheibe und Verstärkung der Caudiculabasis miteinander verschmelzen[1]). Es tritt also zwischen dem Antherengewebe und dem Fruchtblattgewebe eine sekundäre organische Verbindung auf. Damit ist die Entwicklung des Pollinariums abgeschlossen. Es besteht eine kontinuierliche Verbindung zwischen Klebmasse und Pollenmasse, deren Provenienz mit den Angaben Wolfs übereinstimmt.

In der Entwicklung soweit vorgeschritten, entsteigt der Blattrosette in raschem Wachstum der Blütenstand (Anfang Mai). Die kolbenförmige Blütentraube wird allmählich lockerer, die Blütenhelme der untersten Blüten werden gesprengt und mit der Resupination erfolgt das Entrollen der Lippenzunge. Mit der Drehung der Zunge um die eigene Achse endlich tritt die Knospe in das Blütenstadium ein.

C. Anhang: Ökologische Beiträge.

1. Die Bewegung der Pollinarien.

Es ist eine bekannte Erscheinung, daß bei der Bestäubung der meisten einheimischen Orchideen die Klebdrüse und damit das Pollinarium dem besuchenden Insekt an den Kopf geheftet wird. Die Pollenmassen neigen sich dann vornüber, so daß sie beim Besuch einer andern Blüte direkt auf die Narbe stoßen. So auch bei *Himantoglossum*[2]).

Wenn Maeterlinck[3]) seiner Theorie zuliebe die Bewegung der Pollinarien nicht beobachtet hat, so ändert das an den Tatsachen, wie sie uns Darwin in seinen vorzüglichen Untersuchungen[4]) bietet, nichts. Günther Schmid[5]) hat denn auf den Irrtum Maeterlinks bereits schon aufmerksam gemacht.

Die Form des herausgenommenen Pollinariums entspricht der Lage in der Anthere. Die Caudiculae stehen senkrecht auf der

---

[1]) Daß die Verbindung zustande kommt, ohne daß die entsprechenden Zellen in Klebstoff verwandelt werden, wie Wolf meint, a. a. O. p. 271, hat Pfitzer erwähnt, a. a. O. p. 169.

[2]) Der Bestäuber von *Himantoglossum* ist *Adrena pilipes* F. (= *A. carbonaria*). Nach vergeblichem Suchen während drei Blütezeiten fand ich im Sommer 1913 diese schwarze „Biene", in einem Blütenstand rastend, am Kopf die gelblich-grünen Pollinarien von *Himantoglossum*. Die Bestimmung des Insektes verdanke ich Prof. Dr. Standfuß. Günther Schmidt, Zur Ökologie der Blüte von *Himantoglossum* (Ber. d. D. Botan. Gesellsch. Bd. XXX. H. 8) hat schon 1912 mit einiger Sicherheit dieses Insekt als Bestäuber angegeben, unter dem von Knuth, Handb. d. Blütenbiol., übernommenen falschen Namen *Athrena pilipes*.

[3]) Maeterlinck, Die Intelligenz der Blumen. Jena 1907.

[4]) Über die Einrichtungen, durch welche Orchideen durch Insekten bestäubt werden. Übersetzung von Carus. Stuttgart 1899.

[5]) Günther Schmidt, a. a. O.

Haftfläche der Klebdrüse (Fig. 4, *2*, punktiert). Von vorn gesehen (Fig. 4, *1*) divergieren sie unter einem Winkel von ca. 60 Grad.

In ein bis drei Minuten nach Entnahme (bei älteren Blüten früher als bei frisch aufgeblühten) treten die Pollenmassen in Bewegung.

Die Bewegung erfolgt in zwei Richtungen des Raumes. Zum ersten findet ein Umbiegen (in natürlicher Stellung ein Senken) nach hinten statt (am Insektenkopf vornüber), die bis zur Parallelstellung der Caudiculae mit der Haftfläche der Klebdrüse andauert (Fig. 4, *2*), also eine Drehung um nahezu 90 Grad. Synchron erfolgt in zweiter Bewegungsrichtung das Schließen der Pollinarien bis zur gegenseitigen Berührung (Fig. 4, *1*, punktiert). In Schema Fig. 4, *3* ist die Bewegung perspektivisch dargestellt.

Die Klebdrüse erstarrt indessen zur harten, glasigen Substanz.

Der Drehpunkt dieser vektorialen Bewegung ist die Basis der Caudiculae; aber nicht, daß sie sich in der halberstarrten Klebmasse dreht. Die Basis selbst hat sich deutlich gebogen (Fig. 4, *2*).

Welches ist nun die motorische Kraft dieser Bewegung?

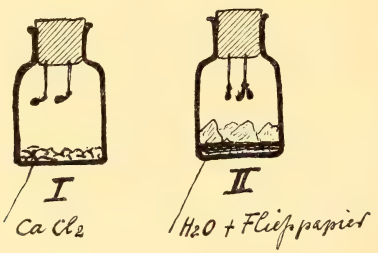


Fig. 15a (siehe den Text).

Daß der Antrieb durch die Schwerkraft erfolge, muß aufgegeben werden: Die Bewegung ist zwangsläufig und erfolgt in jeder Lage des Raumes.

Aufklärend über den Bewegungsantrieb ist folgendes Experiment: Von zwei Fläschchen mit Korkpropfen wird das I. mit etwas Calciumchlorid beschickt, das II. mit wenig Wasser und zur Vergrößerung der verdunstenden Oberfläche mit einigen Fließpapierschnitzeln versetzt. In die Bodenfläche des Korkes werden kleine zugespitzte Holzstäbchen gesteckt, die an ihren freien Enden ein aufgeklebtes Pollinarium tragen. Die Stäbchen für Gefäß II (H_2O) werden vor Beginn des Versuches mit Wasser durchtränkt.

Es zeigte sich nun (Fig. 15a):

1) In der trockenen Luft des Chlorcalciumgefäßes I ist die Bewegung nach spätestens zwei Minuten bei allen eingesetzten Pollinarien beendigt.

2) Im II. Gefäß mit der Wasserdampf gesättigten Atmosphäre findet keine Bewegung statt.

3) Taucht man das Pollinarium nach ausgeführter Bewegung in H_2O oder führt ihm längs des Stäbchens Feuchtigkeit zu, so erweist sich die Bewegung als reversibel. Die Pollinarien gehen

in ihre ursprüngliche Lage zurück. Wieder ins Chlorcalciumgefäß verfügt (II), tritt abermals die normale Bewegung ein.

Die Versuche zeigen eindeutig, daß der Antrieb zur Bewegung auf Verdunstungsvorgängen beruht.

Darwin erklärt die Bewegung mit der Formveränderung der Scheibe (= Klebdrüse): Die Vorderseite der Scheibe ziehe sich zusammen oder senke sich nieder, wodurch das Vorderteil vom Hinterteil durch eine plötzliche Stufe getrennt wird.

Diese Angabe ist etwas unklar. Pollinarien, die ich frei herauspräparierte, auf den Objektträger klebte, beobachtete ich während der Bewegung unter dem Binocular-Mikroskop, ohne die geringste Formänderung der Klebmasse feststellen zu können. Fig. 4, *4* zeigt die Klebdrüse vor der Bewegung, Fig. 4, *5* nach der Bewegung. (Caudiculae über der Basis beidemal weggeschnitten, Fig. 4, *5* in Zeichnung um 90 Grad gedreht.) Die Einsenkungen, von denen Darwin schreibt, können nur die in der Morphologie erwähnten Vertiefungen vor den Caudiculae-Insertionen sein. Aus den Figuren der Blütenentwicklung ist zu sehen, daß diese Löcher als Eindrücke der Thecastielchen vorgebildet sind (Fig. 15, *1*).

Die Unhaltbarkeit der Darwinschen Erklärung wird ferner durch folgenden Versuch gegeben:

Bevor die Bewegung einsetzte, schnitt ich (das Pollinarium auf einem Objektträger befestigt) die Klebmasse dicht vor und hinter den Caudiculae weg (Fig. 4, 6). Die Bewegung erfolgte aber mit derselben Eleganz und endigte mit demselben Effekt wie im normalen Zustand.

Die bewegende Zone muß also anderswo gesucht werden und physiologisch-anatomisch faßbar sein. Nach dem Studium der Blütenentwicklung fällt uns dies nicht schwer. Erinnern wir uns noch an die medio-dorsale Verstärkung der Caudiculabasis: Behandeln wir das reife Pollinarum mit Kalilauge, so werden diese Schildchen sichtbar; sie erinnern in ihrer Form an die Ligula mancher Grasblätter. (Fig. 4, *7*: Caudiculae mit Klebmasse von hinten.)

Die stoffliche Verschiedenheit dieser Zone (s. S. 30) macht wahrscheinlich, daß hier größere Verdunstungsmöglichkeit vorhanden ist, als anderswo in der Caudicula. (Schon Wolf macht Angaben[1]) über die außerordentliche Resistenz des Viszins in seinen physikalischen Eigenschaften, was eben nur einer äußerst geringen Verdunstung zuzuschreiben ist.) Die Konsequenz davon ist: stärkeres Schrumpfen dieser Partie, wodurch eine Lokomotion der Pollenmassen nach hinten stattfindet.

2. Der Rostellumfortsatz.

Nachdem wir die Pollinarienbewegung, dieses Juwel blütenbiologischer Einrichtung als eine Transpirationserscheinung erkannt haben, entsteht die Frage: Wie hindert die Pflanze die Auslösung

[1]) Wolf, Th., a. a. O. an Herbarium-Material festgestellt.

des Vorganges in der Zeit, während welcher sie des Bestäubers harrt?

Es ist einleuchtend, daß sowohl durch die Bursicula als auch durch die Antherenfächer die Verdunstung bedeutend verringert wird. Möglich aber ist sie durch die Dehiszenzlinie der Anthere wie durch die Rißlinie zwischen Beutelchen und Rostellumfortsatz; und wäre groß genug eine funktionelle Störung hervorzurufen. Nicht nur dies, auch das Auftreten von Orchideen mit fast nackter Klebdrüse (z. B. *Gymnadenia*) beweist, daß außer Transpirationsschutz noch ein anderer wichtiger Faktor vorhanden sein muß. Und dieser kann natürlich nur in genügender Wasserversorgung der betreffenden Organe bestehen. Die Wasserversorgung erfordert ein vorzügliches Leitungssystem, das nun in vorteilhafter Weise vom Rostellumfortsatz übernommen wird. Der anatomische Bau ist uns aus Vorhergehendem (S. 29) bekannt. Von der ganzen Länge des dorsalen Gefäßstranges nehmen langgestreckte Gewebeelemente ihren Ursprung und konvergieren gegen die Klebmasse. In dieser Richtung von hinten nach vorn, besitzt der Rostellumfortsatz Trichterform. Die Querschnitte durch die Leitungsbahn werden vom Gefäßbündel bis zur Klebmasse stetig verjüngt; die Geschwindigkeit des Leitungsstromes aber wird dadurch vergrößert und auf die Klebmasse, Klebscheibe und Caudiculabasis konzentriert (Fig. 13, *2*). Die Organe sind so feucht genug gehalten, um nicht in Funktion zu treten.

Diese Auslegung anatomischer Tatsachen erklärt uns in befriedigender Weise sowohl die Form, wie die ökologische Bedeutung des Rostellumfortsatzes. Seine Form ist ein vorzügliches Argument physiologisch bedingter Morphologie. Das physiologische Moment ist in diesem Falle die Leitung.

Experimentell wird die physiologische Bedeutung des Rostellumfortsatzes in folgenden Versuchen bestätigt:

1. An frischem Blütenmaterial wurde mit einer Nadel das Beutelchen zurückgestülpt und weggelöst, ohne die Klebdrüse zu berühren oder in ihrer Lage zu stören.

2. Bei andern Blüten wurde mit einer Lanzettnadel der Rostellumfortsatz sorgfältig herausgestochen, ohne die angrenzenden Organe zu beschädigen.

Nach einer Stunde kontrolliert zeigten alle, im Sinne von 1 veränderten Blüten unveränderte Pollinarien. Bei den Blüten mit amputiertem Rostellum (2) war die Pollinarienbewegung eingetreten; die Klebdrüsen der festgehaltenen Pollinien hatten sich im Beutelchen in medianer Richtung um 90 Grad gedreht.

3. Das Beutelchen.

Bei der Bestäubung wird das Beutelchen durch den Kopf des Insektes nach hinten gedrückt. Hört der Druck auf, so springt es in seine alte Lage zurück; ein Vorgang, der auf das automatisch wirkende Charnier zurückzuführen ist (S. 28) und beim Nicht-

anhaften der Klebdrüse von ökologischer Bedeutung ist (Transpirationsschutz).

Noch vorher hat sich das Beutelchen ohne Mitwirken des Insektes vom Rostellumfortsatz losgelöst. Aus der Blütenentwicklung ist bekannt, daß die entsprechende Rißlinie „*l*" frühzeitig vorgebildet ist (S. 28). Wenn Darwin auf Grund seiner Experimente das Reißen als eine vitale Erscheinung auffaßt, kann ihm nicht bestimmt widersprochen werden. Zu gleichem Recht aber besteht: daß die geringste Gewebespannung den Vorgang mechanisch zu bewirken vermag. Selbst die von Darwin[1]) angewandten Narkotika können eine auslösende Turgorveränderung bedingen.

II. Kapitel.

Cytologie.

A. Die Entwicklung des Pollens.

Die Ausbildung des Antherengewebes erfolgt nach dem allgemeinen Typus. Aus der ersten subepidermalen Zellschicht (Periblem) (*b* Fig. 16, *1*) entstehen durch tangentiale Teilung die vier Schichten: Faserschicht (*F*), später zu verdrängende Schicht (*V*), Tapetum (*T*) und die Archesporschicht (*Sp*). Fig. 16, *1* stellt ein Eckstück aus dem Querschnitt einer jungen Anthere dar, bei der das Periblem in Teilung ist. In der Abbildung 16, *2* (der untersten Blüte eines Standes vom 15. September entnommen) ist in einzelnen Periblemzellen die Teilung schon bis zur Archesporbildung vorgeschritten. Während dieser Tangentialteilung treten die erstgebildeten äußersten Schichten in radial oder Querteilung, sie vergrößern, der innern Volumzunahme entsprechend, die Oberfläche des Organs. Das erste vollständige Entwicklungsprodukt einer Periblemzelle ist eine pyramidale Zellgruppe, bestehend aus: zwei Faserschichtzellen an der Basis, zwei zu verdrängende Zellen, eine Tapetumzelle und zentral als Gipfel eine Archesporzelle (Fig. 16, *2*). Nicht beteiligt an diesen Vorgängen ist die mediane Zone der Anthere im Bereiche des entstehenden Konnektivs; steril bleiben auch die durch die transversale Lamelle (*L*) begriffenen Schichtzellen. Die Ausbildung der Archesporschicht wird also wie gewöhnlich auf die vier den zukünftigen Staubfächern entsprechenden Stellen beschränkt.

Die Unterscheidung der Zellen und Zellschichten ist noch rein topographisch; morphologische Verschiedenheiten sind noch keine zu bemerken.

Kurze Zeit nach der Ausbildung der Archesporschicht, treten ihre Zellen in lebhafte Teilung. Die Deszendenten jeder Zelle bewahren immer einen sichtlichen Zusammenhang, sie bilden keilförmige Komplexe und begrenzen die Oberfläche mit etwas stärkeren Membranen (Fig. 16, *3*). Aus den darauffolgenden Stadien (z. B. Fig. 16, *4. 5*) wird klar, daß aus jeder dieser Zellgruppen

[1]) Darwin, a. O.

eine Massula hervorgeht. Was Wolf und Hofmeister schon bei andern Ophrydeen ausgeführt haben, gilt also auch für *Himantoglossum*: Jede Archesporzelle bildet als Urmutterzelle des Pollens den Ursprung einer Massula. Wieso nun Engler[1]) dazu kommt, in diesem Vorgang einen „vollständigen Widerspruch" zur Auffassung der Urmutterzellschichten von Warming[2]) zu sehen, ist mir nicht klar. Anderseits aber zeigt sich, daß die Anzahl der Massulae, auf dem Querschnitt durch eine reife Anthere gezählt, mit der Zahl der sich entwickelnden Periblemzellen, im entsprechenden Schnitt durch ein junges Staubblatt, übereinstimmt: im Querschnitt einer Antherenhälfte sind es deren 14—20.

Noch vor Eintritt des Winters vollzieht sich die Ausbildung des sporogenen Gewebes in Pollenmutterzellen. Schon am 27. Oktober fand ich in den untersten Blüten eines kräftigen Standes entsprechende Teilungen nur noch spärlich (Fig. 16, *4*). In den Zellen der Wandschichten treten ausschließlich Quer- und Radialteilungen ein. Im Tapetum sind in dem Zeitpunkt nicht selten beliebig gerichtete Kernteilungsfiguren zu beobachten, was zur Bildung mehrkerniger Tapetumzellen führt. Immerhin bleibt die einkernige Tapete überwiegend bestehen.

Die weitere Entwicklung des sporogenen Gewebes besteht in allgemeiner Größenzunahme ihrer Elemente (Fig. 16, *5*). Das Cytoplasma ist, besonders sterilen Zellen gegenüber, reichlicher, feinkörnig und dicht. Das Chromatin der großen Zellkerne hat sich vermehrt. Die Nukleolen, meist zwei in jedem Kern, haben sich gleichfalls vergrößert.

Die damit in Zusammenhang stehende Resorption des Tapetums macht sich gegen den Frühling, bei vorgeschrittenen Blüten schon im Herbst geltend. Tinktionell ist dieses Gewebe gekennzeichnet durch die starke Speicherung von Hämotoxylin und die Grünfärbung der Zellkerne im Ehrlich-Biondischen Farbengemisch.

Während des Monats März beendigen die Pollenmutterzellen als solche ihre Wachstumperiode (Fig. 16, *5*). In den Zellkernen tritt das anfänglich gleichmäßig verteilte Chromatin in mehr oder weniger linearen Fetzen auf (Fig. 17, *1*). In den Kernen vorgeschrittener Massulae legen sie sich an die Wand der Kernhöhle, die sich nun stark erweitert hat (Fig. 17, *2*. Der Nukleolus wird zentral gehalten und steht mit dem Chromatin in Verbindung. Damit beginnen die Vorbereitungen zur heterotypischen Teilung der Pollenmutterzelle. Der Chromatinbelag wird dünner (Fig. 17, *3*), reißt an einer Stelle durch und zieht sich zu dem für das Synapsisstadium charakteristischen Klumpen zusammen (Fig. 17, *4*). Seine anfänglich massige, aber nicht homogene Struktur nimmt allmählich die eines Knäuels an. Das Synapsisstadium scheint, nach der

[1]) Engler, A., Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. XX. 1876. p. 291.)

[2]) Warming, Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. (Hanstein, bot. Abhandl. Bonn 1873.)

Häufigkeit ihres Auftretens zu schließen, längere Zeit anzudauern. So fand ich an einem Blütenstand vom 23. März die Kerne des sporogenen Gewebes bei fast einem Drittel der Blüten in diesem

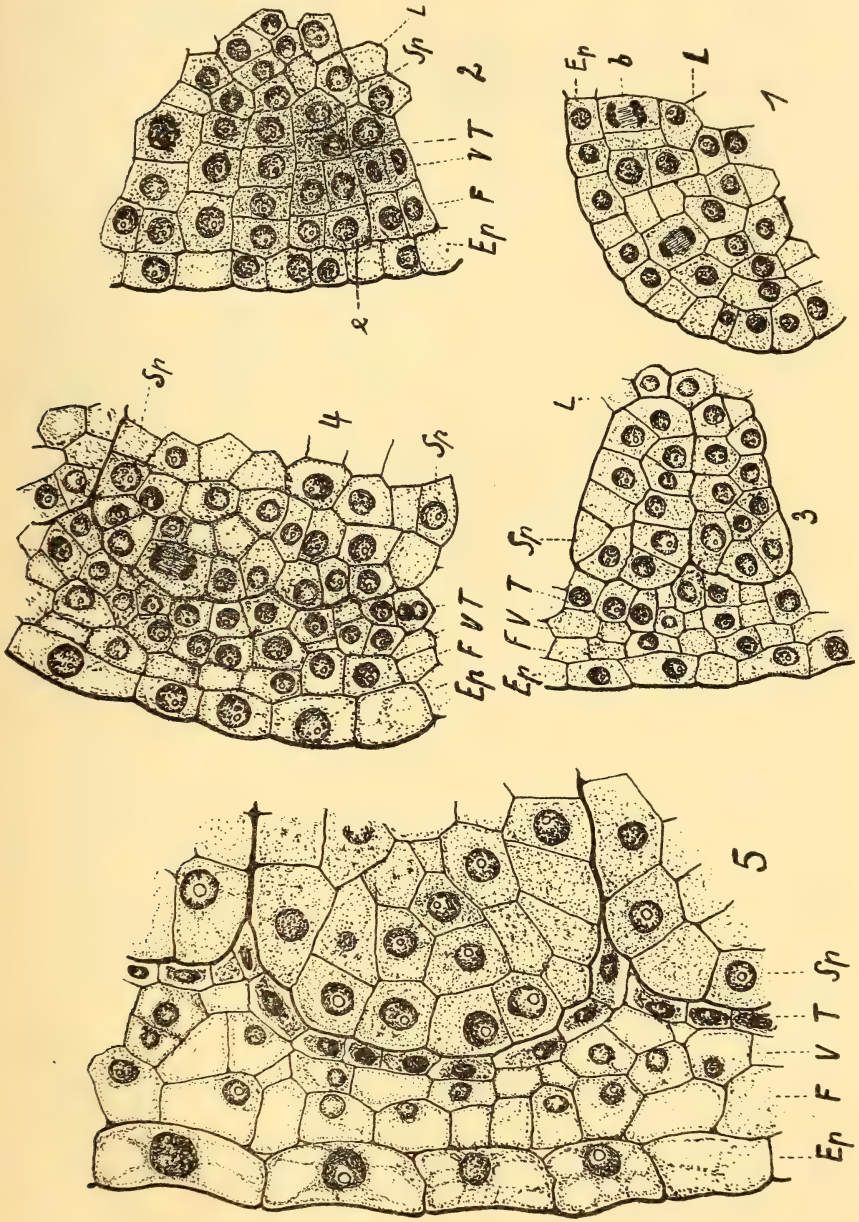


Fig. 16.
1) Eckstück aus dem Querschnitt der Anthere einer jungen Blüte eines Blütenstandes vom 15. September 1912. Die subepidermale Schicht (*b*) in Teilung. Vergr. 500 : 1.
2) Dasselbe aus einer älteren Blüte desselben Standes. Ausbildung der Zellschichten aus dem Periblem. Vergr. 500 : 1.
3) Stück eines Querschnittes der Anthere aus einer Blüte vom 27. Oktober 1912. Vergr. 500 : 1.
4) Dasselbe aus einer unteren Blüte vom 27. Oktober 1912. Vergr. 500 : 1.
5) Randstück aus dem Längsschnitt einer Anthere vom 23. März 1913. Vergr. 500 : 1.

Zustande. In den darauf folgenden Stadien beginnt der Knäuel sich zu lockern. Von ihm aus gehen feine Chromatinfäden, die mit ihren Enden oder Schlingen an der freien Wand der Kern-

höhle haften. Dieser häufig zu beobachtende postsynaptische Zustand läßt vermuten, daß die nun folgende Abwicklung des Knäuels durch eine rotierende Verschiebung des Chromatins dem Cytoplasma gegenüber hervorgebracht werde (Fig. 17, *10*). Wenn ich hier dem Chromatin das Cytoplasma und nicht vorsichtiger die Kernhöhlenwand gegenüberstelle, so tue ich es in der Überzeugung, daß in diesem Zustand eine Kernmembran nicht existiert, daß die Abgrenzung der Kernhöhle durch das Cytoplasma erfolgt.

In dem nunmehr aufgelockerten Knäuel (Fig. 17, *6*) wird deutlich, daß er sich aus mehreren Fadenstücken zusammensetzt. Die Fäden sind noch etwas dünner geworden. Rosenberg[1]) gibt ihre Struktur bei *Listera ovata* als perlschnurförmig an. Bei *Himantoglossum* tritt gleichfalls eine gewisse ungleichmäßige Färbbarkeit des Fadens auf, aber nicht in dieser regelmäßigen Weise. Besonders schön zu beobachten ist in diesem Stadium (Fig. 17, *7*) das zu zweien parallele Verlaufen von Fadenstücken. Die Ansicht der deutlich abgegrenzten Schleife „*s*“ macht es wahrscheinlich, daß es sich dabei immer um zwei gleich lange Stücke handelt.

Die nun folgende Vereinigung dieser Paare führt zur Ausbildung einheitlicher Fadenstücke (Fig. 17, *8*), die ungefähr die doppelte Dicke wie diejenigen der *Postsynapsis* besitzen. Sie entsprechen also Teilstücken des Pachynemas Juels[2]).

Damit ist der Kern in das Spiremstadium eingetreten. Die Chromatinfäden durchziehen die Kernhöhle in gleichmäßiger Verteilung. Ihre Selbständigkeit als zukünftige Chromosomen wird immer deutlicher; ihre Zahl aber ist noch nicht bestimmt zu ermitteln.

Während in einer Massula gewöhnlich nur ein bestimmtes Stadium auftritt, scheint dies im Spirem nicht zuzutreffen. Es sind nämlich neben lockeren Knäuelformen (Fig. 17, *8*) auch dichtere (Fig. 17, *9*) zu beobachten und dabei alle Zwischenformen. Es ist möglich, daß es sich hier um eine kurz andauernde Entwicklungsstufe handelt. Wahrscheinlicher aber sind es individuelle Größenunterschiede in der Kernhöhle, was hier besonders auffallend wirkt.

In dem in Fig. 17, *9* dargestellten Spirem weist das Fadenstück „*a*“ in der Mitte Zweiteiligkeit auf. Fig. 17, *9a* zeigt diese Stelle gesondert. Die Teilstücke sind perlschnurförmig, die verdickten Stellen opponiert. Fig. 17, *10* zeigt stärker durchteilte Fadenstücke aus einem lockeren Knäuel. Dieser Zustand, den ich als Beginn einer Längsteilung des Spiremfadens kennzeichne, hat strukturelle Ähnlichkeit mit dem von Rosenberg bei *Listera ovata* beschriebenen Endzustand der synaptischen Fadenverschmelzung. Wenn ich auch die Darstellung Rosenbergs nicht bezweifle, kann ich die an *Himantoglossum* mir gebildete Auffassung nicht preisgeben, denn ich fand dieses Stadium mit den folgenden im nächsten Zusammenhang in derselben Anthere auftretend.

---

[1]) Rosenberg, Zur Kenntnis der Reductionsteilung in Pflanzen. (Bot. Notiser. 1905.)

[2]) Juel, H. O., Die Tetradenteilung bei *Taraxacum* und andern Cichorien. (Kungl. Svensk. Vetensk. Acad. Handl. Bd. 39. No. 4.)

Nachdem die Längsspaltung der Spiremfäden durchgeführt ist, erfolgt ein rasches Zusammenziehen derselben (Fig. 17, *11* bis *14*).

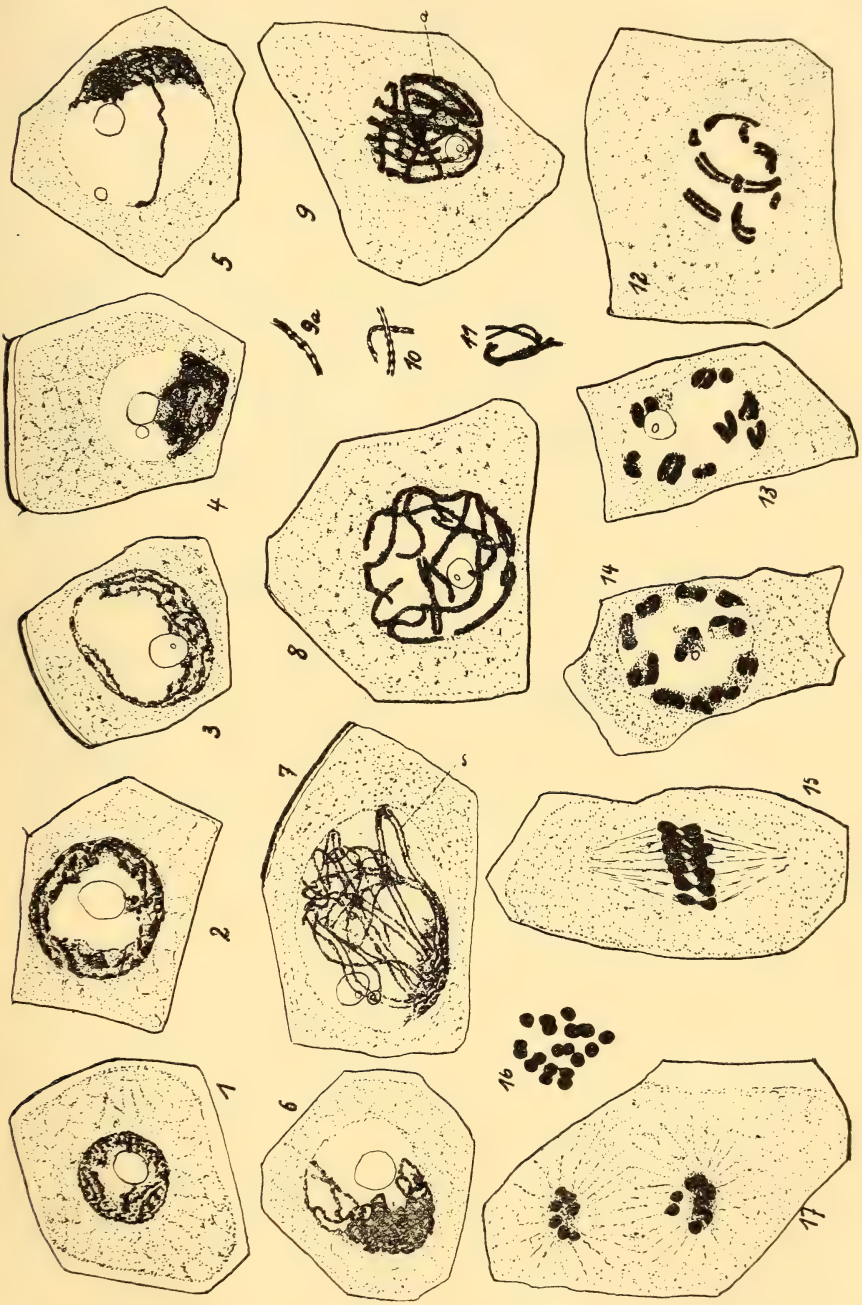


Fig. 17. Pollenmutterzelle.

1) Das Chromatin sammelt sich in linearen Fetzen. *2* u. *3*) Präsynapsis. *4*) Synapsis. *5* u. *6*) Postsynapsis. *7*) Postsynapsis; Fadenkopulation. *8*) Spiremstadium. *9*) Spiremstadium. *9a*) Längsspaltung des Fadens. *10*) Dasselbe vorgeschrittener. *11–14*) Diakinese. Verkürzung und Verdickung der Spalthälften. *15*) Äquatorialplatte der heterotypischen Teilung von der Seite. *16*) Dasselbe vom Pol her gesehen (einige Chromosomenpaare liegen etwas schief). *17*) Tochterstern. 1–17 Vergr. 1500 : 1.

Die Teilstücke weichen dabei auseinander, bleiben aber mit ihren Enden als Chromosomenpaare (gemini) miteinander in Verbindung.

Durch die Verkürzung werden die Spalthälften dicker (Fig. 16), sie werden stäbchenförmig (Fig. 17, *12*), dann elliptisch (Fig. 17, *13*) und schließen als kugelige Chromosomenpaare das Stadium der Diakinese (Fig. 17, *14*). Daß sich dieser Vorgang ziemlich rasch vollzieht, läßt sich aus ihrem Vorkommen in derselben Anthere schließen. Ihre Struktur ist nun homogen. Mit Sicherheit ist in diesem Zustand die haploide Chromosomenzahl festzustellen, indem jeder nicht angeschnittene Kern 12 solcher Chromosomenpaare besitzt.

Die Kernkörperchen haben im Laufe der Entwicklung an Tinktionsfähigkeit verloren. In ihrem Innern machen sich allmählich Vakuolen geltend.

Die definitive Gestalt und Größe der Chromosomenpaare unter sich ist sehr einheitlich; es treten weder Ringe noch V-förmige Gestalten auf: *Himantoglossum* besitzt ausnahmslos Kurz-Chromosomen.

Eine zweite Längsteilung, wie sie vielerorts in diesem Stadium beobachtet wurde, ist nicht zu bemerken; selbst nicht bei ihrer Einordnung in die Äquatorialplatte und ihrer Wanderung an die Spindelpole. Es zeigen unsere Chromosomen also dasselbe einfache Verhalten wie es Ernst und Schmid[1]) für die vier Kurzchromosenpaare von *Rafflesia Patma* angeben.

Ihre Einordnung in die Äquatorialplatte erfolgt in normaler Weise nämlich so, daß ihre Spaltflächen annähernd parallel zur Äquatorebene liegen (Fig. 17, *15. 16.*)

Das Verschwinden der Nukleolen scheint auch hier in Korrelation mit dem Auftreten der Kernspindel zu stehen. Die Zugfasern setzten an den Enden der hantelförmigen Chromosomenpaare an und befördern die birnförmigen Teilstücke nach den Spindelpolen (Fig. 17, *15. 17*). Gleichmäßig abgerundet gelangen sie hier an und treten in innige Berührung (Fig. 17, *17*). In einem wenig älteren Stadium (Fig. 18, *1*) gehen die Chromosomen wieder auseinander. Ihre Umrisse sind nun stark zackig, nach Gregoire durch das Ausziehen der verklebten Berührungsstellen verursacht: Die Chromosomen anastomisieren untereinander. Die Begrenzung der einzelnen Klumpen wird alsbald immer unschärfer (Fig. 18, *2*), die Chromosomen gehen allmählich in das grobkörnige Tochterkerngerüst über.

Von der Anlage einer Membran zwischen den beiden Kernen ist keine Spur zu entdecken.

In ein vollständiges Ruhestadium scheinen die Tochterkerne nicht zu gelangen (Fig. 18, *3*). In den sporogenen Kernen der nächst unteren Blüte des gleichen Blütenstandes (14. April 1912) hat sich das Chromatin in 12 Chromosomen gesammelt. In der Äquatorialplatte erfolgt eine ähnliche hantelförmige Durchschnürung wie in der ersten heterotypischen Teilung. Ob es sich dabei um eine Längsteilung handelt, kann bei der kugeligen Gestalt der Chromosomen nicht festgestellt werden (Fig. 18, *4*). Das End-

[1]) Ernst u. Schmidt, Über die Blüte und Frucht von *Rafflesia*. (Ann. d. Jardin Bot. de Buitenzorg. Sér. 2. T. XII. p. 1—58.)

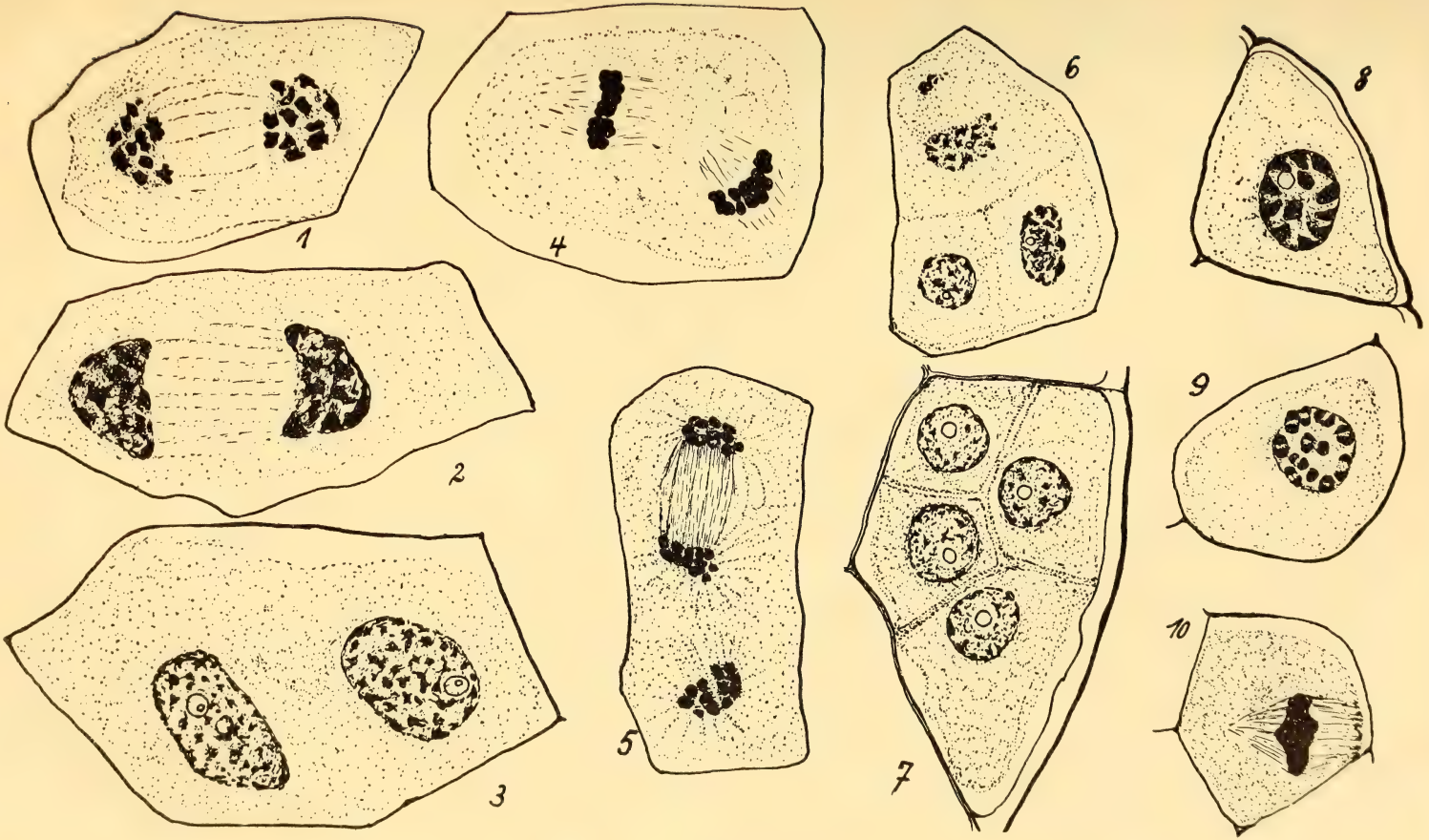


Fig. 18. Pollenmutterzelle.

1—3) Rekonstitution der Tochterkerne. *4*) Äquatorialplatte der homöotypischen Teilung. *5*) Tochtersterne derselben. *6* u. *7*) Tetradenbildung. *8—10*) Vorbereitung zur Teilung des Pollens. *8*) Das Chromatin sammelt sich. *9*) Zweiteilung der Chromosomen. *10*) Äquatorialplatte. 1—10 Vergr. 1500 : 1.

produkt dieses Teilungsschrittes (Fig. 18, *5—7*) ist die vierkernige Pollenmutterzelle. Während die Enkelkerne in das Ruhestadium eintreten und die Kernkörperchen neu bilden, wird das Cytoplasma durch breitangelegte zu den Spindelachsen senkrecht stehende Zellmembran geviertelt (Fig. 18, *6. 7*). Das simultane Entstehen der Membranen bei der Bildung der Pollentetrade verdient besonderer Erwähnung, da dieses Verhalten sonst für die Dikotyledonen charakteristisch ist.[1])

In der Orientierung der Spindelachsen herrscht große Unregelmäßigkeit. Bisweilen stehen sie senkrecht zueinander (Fig. 18, *5*), bisweilen parallel, häufiger aber in einer andern beliebigen Lage. Ihre Anordnung erscheint lediglich von der Gestalt der Pollenmutterzelle abhängig zu sein. So findet man in den flachen Massulae, wie sie an den Basen der Pollenmassen vorkommen, in den langgestreckten Pollenmutterzellen die Tetraden linear angeordnet. Dabei finden sich Kombinationen, wie sie Göbel für *Neottia nidus avis* abbildet. Die Veranlassung, diese Formen zu erörtern, gibt die für die Orchideen bekannte Erscheinung des bleibenden Auftretens der Pollenkörner in Tetradenform.

Das Stadium des einkernigen Pollenkorns bedeutet für dieses ein Ruhestadium von 2—3 Wochen. In den Antheren aus Blüten, die am 26. April 1912 fixiert wurden, sind die ersten Vorgänge der keimenden Mikrospore zu beobachten: Die Bildung des generativen und vegetativen Kerns. Die Teilung wird eingeleitet, indem sich das Chromatin zu 12 eindeutig zählbaren Chromosomen sammelt. Anfänglich eckig (Fig. 18, *8*) runden sie sich bald ab. Hierauf tritt eine merkwürdige Spaltung der Chromosomen in zwei Halbkugeln ein. Die Teilstücke weichen wenig auseinander; es entsteht zwischen ihnen eine lichte Zone (Fig. 18, *9*). Diese Zweiteilung, eine Art „Diakinese“ vollzieht sich bei vollständiger Erhaltung der Kernhöhle. Erst jetzt erfolgt der Einbruch des Cytoplasmas und die Erstellung der dichten Äquatorialplatte (Fig. 18, *10*). Die Spindel zeigt die gewöhnliche Orientierung: Der eine Pol, der vegetative, ist im Zentrum der Zelle gelegen: der generative an der Periphere. Die Spindelfasern des ersteren sind normal konvergierend, also einpolig,[2]) die des letzteren verlaufen annähernd parallel. Wie Frieman für *Epipactis palustris* angibt, haften auch diese mit ihren Enden, als feine Knötchen ausgebildet, an der Oberfläche des Protoplasten. (Fig. 19, *1*) zeigt die an die Pole gelangten rundlichen Tochterchromosomen. Aus ihnen rekonstituiert sich hierauf der generative Kern (Fig. 19, *2*). Der zentrale vegetative Kern ist lockerer gebaut als der kleine tingierbare generative. Sein Nukleolus ist bedeutend größer als der des letzteren. Der Phragmatoplast schreitet indessen zur Anlage der schalenförmigen

[1]) Dasselbe Verhalten hat Guignard schon 1882 für andre Ophrydeen beschrieben: Recherches sur le developpement de l'Anthere et du pollen des Orchidées. (Ann. sc. nat. Bot. VI. 14.)

[2]) Frieman, Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. [Diss.] Bonn 1910, gibt bei *Epipactis palustris* die Vereinigung der Spindelfasern in zwei Polen an.

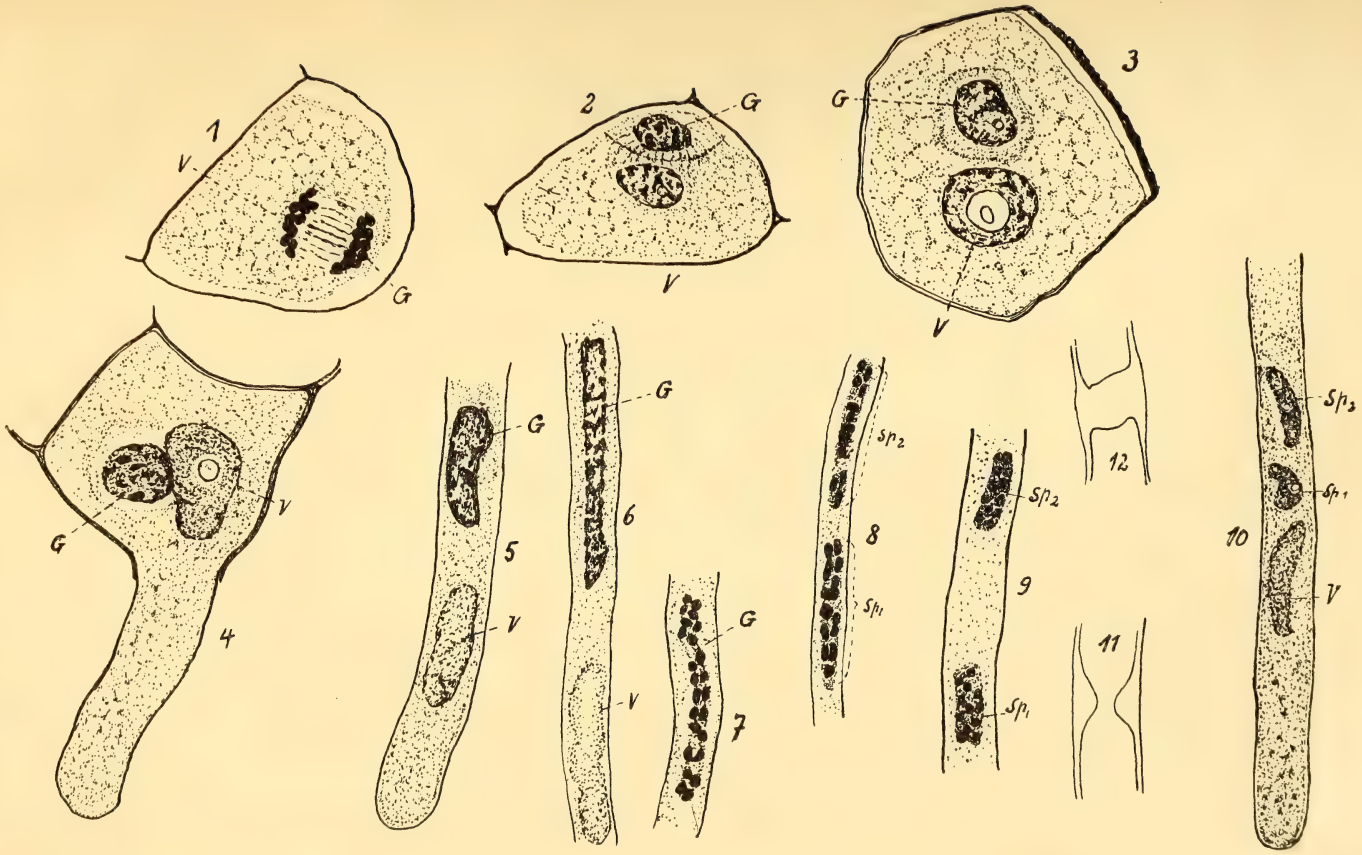


Fig. 19.

1) Tochterstern im Pollenkorn. *2*) Bildung des generativen und vegetativen Kerns. *3*) Pollenkorn. *4*) Keimendes Pollenkorn. *5*) Ende des Pollenschlauches mit den beiden Kernen. *6*) Dasselbe im Halse des Fruchtknotens. *7*) Das Chromatin des generativen Kerns sammelt sich in 12 Chromosomenpaaren. *8*) Trennung der beiden Zwölfergruppen. *9*) Entstehen der Spermakerne. *10*) Befruchtungsreifer Pollenschlauch. *11* u. *12*) Cellulose-Pfropfbildung im Pollenschlauch. 1—12 Vergr. 1500 : 1.

Membran zwischen den beiden Kernen; die generative Zelle wird linsenförmig abgetrennt. Allmählich wird sie kugelig. Das generative Cytoplasma hat sich als dünner Belag gleichmäßig um den Kern gelegt und wird nach außen durch die dunkle Zone der Membran begrenzt. In dieser Form beginnt die zentripetale Wanderung der generativen Zelle in das Cytoplasma der vegetativen. Formveränderungen wie sie Frieman bei mehreren Monokotyledonen feststellte, treten in typischer Weise nicht auf; die generative Zelle bewahrt während ihrer ganzen Bewegung ihre rundliche Gestalt.

Anfangs Mai, also 2—3 Wochen vor der Blütezeit, ist die definitive Ausbildung des Pollenkorns beendigt.

Bei der Färbung des Pollenkorns in Ehrlich-Biondi'schem Farbengemisch[1]) erweist sich der generative Kern durch seine Grünfärbung als basichromatisch, der „rote" vegetative als oxichromatisch. Diese Differenzierung im Chemismus der Kerne (eines der schönsten Beispiele elektiver Färbung) tritt nicht in einem Teilungsschritt, sondern allmählich auf. Das Basichromatin ist während der Teilung im Pollenkern wie immer an die Chromosomen gebunden und wird den Tochterkernen gleichmäßig zugeführt. Erst während sie in das Ruhestadium eintreten, macht sich im vegetativen Kern ein allmähliches Verschwinden des Methylengrün geltend, zu Gunsten des Säurefuchsin, dem Reagenz für Oxychromatin. Umgekehrt färbt sich der generative Kern mit Ausnahme des Nukleolus immer intensiver grün.

An der Membran des Pollenkorns lassen sich Intine und Exine unterscheiden. Im Innern der Massulae sind die beiden Schichten schwer zu unterscheiden, werden aber deutlich bei der Keimung des Pollens (Fig. 19, *4*), wo die Membran des Pollenschlauches als Fortsetzung der Intine die Exine durchbricht. Deutlich sind sie ferner in den Zellen, die die Oberfläche der Massula bilden. Die Exine ist hier stark verdickt und kutinisiert; sie färbt sich stark mit Rutheniumrot. Ihre Riffung in den Außenwänden (Fig. 19, *3*) erzeugt eine netzartige Skulptur. Kräftig entwickelt ist auch die Intine in diesen Außenwänden; sie legt sich schon in der Pollenmutterzelle während der Vorbereitung zur heterotypischen Teilung an (Fig. 17, *3. 4*). Auffallend ist, daß die Intine dieser Außenwände zur Zeit der Tetradenteilung ihre größte Wandstärke erreicht. Während der Fertigstellung des Pollenkorns wird sie um die Hälfte bis $^2/_3$ Teile dünner; so daß man von einer Art Reserve-Cellulose sprechen kann. Nach ihrem Speicherungsvermögen von Soda-Corallin und Anilinblau handelt es sich um Mangins[2]) Callose, die er auch in den Pollenkörnern von Coniferen, Juncaceen und Cyperaceen feststellte.

Die Größe des Pollenkorns beträgt ca. 25 μ.

Das Tapetum und die zu verdrängende Schicht sind in diesem Zeitpunkt verschwunden. Von der Faserschicht ist bisweilen auch die Innenmembran und das Protoplasma aufgenommen worden. Wandverdickungen wie sie dieser Schicht allgemein eigen sind, fehlen.

---

[1]) Die Einführung in diese Färbemethode verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. Stauffacher in Frauenfeld.

[2]) Bulletin de la Soc. bot. 1892.

Auf die Narbe gebracht, keimt der Pollen sofort. Schon nach 36 Stunden haben die ersten Pollenschläuche die Fruchtknotenhöhle erreicht. Mit dem Cytoplasma treten auch die beiden Kerne in den rapid wachsenden Pollenschlauch. Amöboid senkt sich zuerst der vegetative Kern in das enge Lumen, seine Gestalt wie den nachfolgenden generativen Kern stabförmig verändernd (Fig. 19, *4*). Das ganze Protoplasma des Pollenkorns hält sich an die Spitze des Keimschlauches (Fig. 19, *5*). Die entleerten Partien werden in ca. 0,2 mm großen Intervallen durch die Cellulosepfropfen abgeschlossen (Fig. 19, *11. 12*). Beim Passieren des engen Fruchtknotenhalses findet ein Zusammenpressen des Schlauchbündels statt und damit eine noch stärkere Verengerung der Pollenschlauchlumen (Fig. 19, *6*).

Die Kerne, besonders der generative, werden dabei noch mehr gestreckt (Fig. 19, *6*). Während der vegetative immer mehr an Färbbarkeit verliert, seine Kontur dadurch unscharf ist, wird das Chromatin des generativen Kerns noch grobkörniger, dann brockig und zeigt sich schließlich in der Bildung einer Reihe von 12 hintereinander liegenden Chromosomenpaaren (Fig. 19, *7*). Daß jedes Chromosomenpaar aus einem Chromosom entstanden ist, geht aus ihrer hantelförmigen Gestalt hervor. Dadurch wird wahrscheinlich, daß dieses Stadium der Äquatorialplatte einer mitotischen Teilung entspricht, die infolge der Raumverhältnisse stark deformiert ist. Von einer Kernspindel ist indessen nichts zu bemerken. Wie nun in der Folge ein Auseinandergleiten der Tochterchromosomen vor sich geht, konnte ich nicht sicher festsellen. Immerhin scheint ein einfaches Verschieben der einen Reihe über die andere nicht stattzufinden: es scheint sich vielmehr um freie Wanderung des Chromosomen zu handeln. Dieser Punkt, der die Frage der Gleichwertigkeit der Spermakerne umfaßt, ist an lebendem Material zu prüfen.

In älteren Stadien ist zu beobachten, wie sich zwischen den 12 vorderen und den 12 hinteren Chromosomen eine Lücke geltend macht (Fig. 19, *8*), wie allmählich zwei Gruppen entstehen. Jede Gruppe rundet sich gesondert ab (Fig. 19, *9*). Die Chromosomen lösen sich auf: das Resultat sind die beiden Spermakerne (Fig. 19, *10*). Sie sind länglich, bisweilen kommaförmig und besitzen 1—3 Nukleolen. Die Bildung der Spermakerne erfolgt räumlich, wie schon erwähnt, im Hals des Fruchtknotens, zeitlich ungefähr 12 Stunden nach der Keimung. In der Fruchtknotenhöhle teilt sich das Schlauchbündel, wie von andern Ophrydeen bekannt,[1]) in sechs, seitlich den Plazenten verlaufende Stränge. Von hier aus erlangen die Schläuche die Plazentazweige und längs der Funiculi die Samenanlagen.

B. **Die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes.**

Anfangs Frühling (Februar—März) treten an den Erhebungen der Plazentalappen die ersten Entwicklungsstadien der Samenan-

[1]) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei Phanerogamen. 1884. — Guignard, Sur la pollinisation et ses effets chez les orchidées. (Ann. d. Scienc. nat. botan. Sér. VII. T. IV. p. 202.)

lagen als halbkugelige Anschwellungen auf (Fig. 20, *1*). Jeder dieser Höcker besteht aus einer durch ihre Größe ausgezeichnete Subepidermalzelle, dem Archespor der Samenanlage, und der darüber sich wölbenden Epidermis. Durch die Teilungstätigkeit dieser Zellen, die sich ausschließlich in Querteilung äußert (Fig. 20, *2*), entsteht nach kurzer Zeit ein abgerundeter Körper (Fig. 20, *3*), ein schlankes Säulchen (Fig. 20, *4*). Die Oberflächenzellen bilden dabei die einschichtige Hülle, während aus dem Archespor der einreihige axile Zellstrang hervorgeht. Der Querschnitt durch das

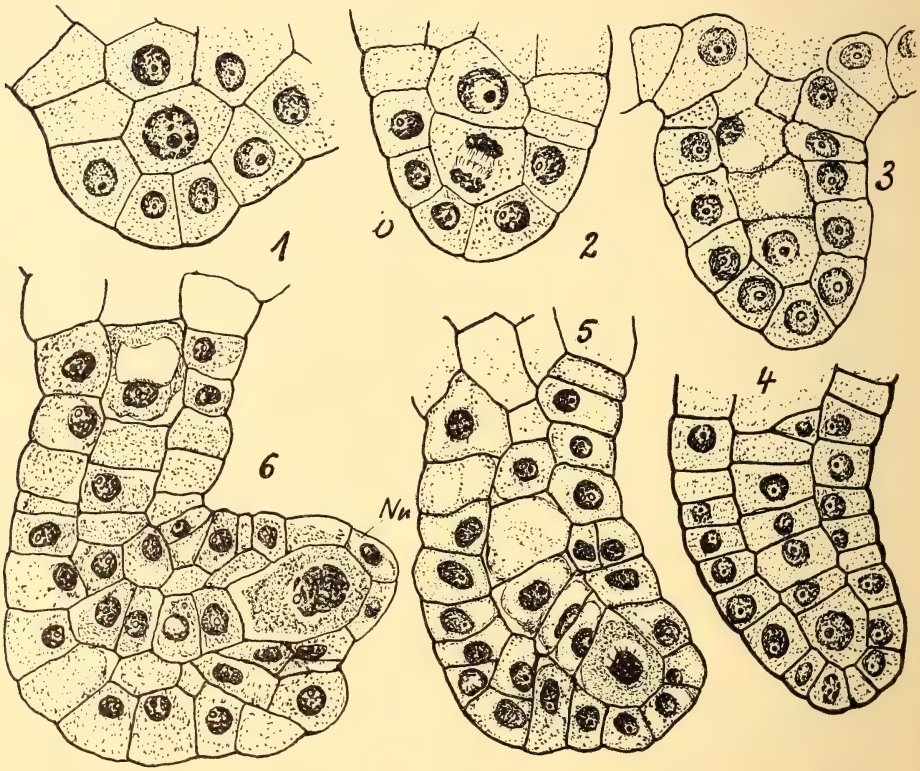


Fig. 20.

1—6) Erste Entwicklung der Samenanlage, vor der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.
1 u. *2*) vom 10. April 1912. *3*) vom 26. April 1912.
4 u. *5*) vom 6. Mai 1912. *6*) vom 15. Mai 1912.

soweit entwickelte Ovulum besteht aus einer zentralen Zelle, um die sich 5—6 Epidermiszellen in einem Ring gruppieren.

Die ausführlichen Darstellungen Hofmeisters[1]) über die Entstehung der Samenanlage von *Orchis Morio* gelten im großen und ganzen auch für *Himantoglossum*. Nur was die Entstehung des Archespors anbetrifft, das nach Hofmeister aus einer ersten tangentialen Teilung der Scheitelzelle des Höckers hervorgeht,

[1]) Hofmeister, a. a. O.

also epidermalen Ursprungs sein soll, kann ich nicht bestätigen; da ich eine entsprechende Tangentialteilung nie beobachtete.

Eine auffallend große Ähnlichkeit in der Art der Ovulaanlage und ihrer Entwicklung zeigen außer den übrigen Orchideen[1]) auch die Rafflesiaceen.[2])

Anfangs Mai hat das Ovulum als leicht gekrümmtes Stäbchen seine Längenausdehnung als solches beendigt (Fig. 20, *4*). Der immer noch einreihige axiale Zellstrang setzt sich meist aus neun Zellen zusammen. Die Gipfelzelle dieser Reihe zeichnet sich in der Folge durch ihre rapide Größenzunahme aus; sie wird zur Embryosackmutterzelle. Ihre anfänglich gleichen Schwesterzellen werden dabei scheibenförmig zusammengedrückt (Fig. 20, *4*). Auch die Epidermiszellen der Ovulumspitze, die die Embryosackmutterzelle begrenzen, werden in Mitleidensaft gezogen; sie bedecken diese plattenförmig. In der Samenanlage bilden diese Zellen den Nucellus.

Etwas verspätet geht mit der Differenzierung der Embryosackmutterzelle die anatrope Krümmung des Ovulum vor sich (Fig. 20, *5. 6*). Sie wird, wie gewöhnlich, veranlaßt durch die auf einer Seite in halber Höhe des Säulchens eintretende stärkere Teilungstätigkeit der Epidermiszellen. Während nun die untere Hälfte ohne bemerkenswerte Formveränderung zum Funikulus der Samenanlage wird, findet an der obern gegenläufigen Hälfte die Ausbildung der Integumente in der bekannten Weise statt. Schon mit Beginn der anatropen Krümmung tritt an dessen Basis in den Oberflächenzellen tangentiale und schiefe Teilung ein, es entsteht ein ringförmiger Wulst: die Anlage der Integumente (Fig. 20, *5. 6*). Ringwallförmig erhebt sich zuerst das innere Integument über die Ovulumspitze (den Nucellus), und läßt ihn allmählich in seine axiale Höhle sinken. (Fig. 21, *1. 2. 3*; Fig. 22, *1. 2. 3*). Über dem Knospenkern verengert sich das Lumen zum engen Mikropylenkanal (Fig. 23, *1. 2*). Kurz nach dem innern Integument erscheint auch das äußere. Es besteht wie das innere aus zwei Zellschichten. Wie bei andern anatropen Ovula legt es sich nur an den, dem Funiculus abgewendeten Partien des Wulstes an, also auf etwa $^3/_4$ Teilen seines Umfanges. Seitlich legt es sich an die Flanken des Funikulus und bildet mit diesem eine geschlossene Hülle um die innern Teile, die es in der Längenausdehnung rasch überholt hat (Fig. 23, *2*). Im Knie des Ovulum sind die ursprünglich dem axialen Zellstrang angehörigen Zellen aufgelöst worden; an ihrer Stelle entsteht ein calottenförmiger Hohlraum, der sich später auch seitlich, im Bereiche der innern Schicht des äußern Integumentes erweitert (Fig. 23, *1. 2*). Die äußere Schicht des äußern Integumentes, die die Höhle nach außen abschließt, zeichnet sich durch ihre stark gebauten großen Zellen aus: sie wird später zur Testa des Samens (Fig. 28, *4. 5*).

Zu Beginn der Blütezeit, in dem Zeitpunkt, wo auch die Integumentanlage erfolgt, hat die Embryosackmutterzelle als solche ihre Ausbildung beendigt. In einer der untersten Blüten eines

[1]) Guignard, a. a. O.
[2]) Nach Ernst u. Schmid, a. a. O.

Blütenstandes vom 26. Mai 1913 finden sich die Embryosackmutterzellen der meisten Ovula in den Vorbereitungsstadien zur heterotypischen Teilung. Die beobachteten Bilder lassen sich leicht in eine Entwicklungsreihe zusammenfügen, die dem Entwicklungsgang der Pollenmutterzelle identisch ist. So zeigt Fig. 21, *1* ein Spirem-

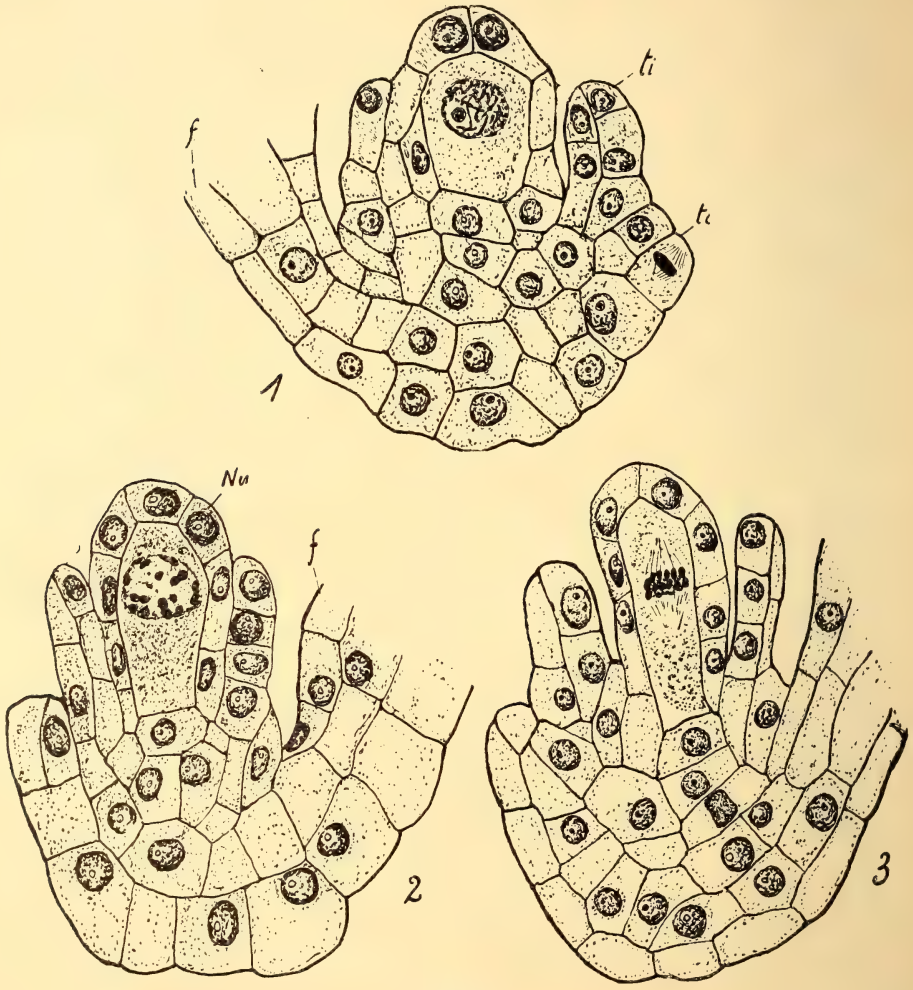


Fig. 21.

1) Samenanlage, Embryomutterzelle im Spiremstadium 26. Mai 1913. Tag der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.

2) Samenanlage, Embryosackzelle im Stadium der Diakinese. 26. Mai 1913. Tag der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.

3) Dasselbe. Embryosackmutterzelle in heterotypischer Teilung. 26. Mai 1913. Tag der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.

stadium, Fig. 21, *2* ein Endstadium der Diakinese, Fig. 21, *3* die Äquatorialplatte.

Das Studium der folgenden Stadien wurde von hier an an bestäubten Blüten ausgeführt. Über die Gewinnung vorerst folgende

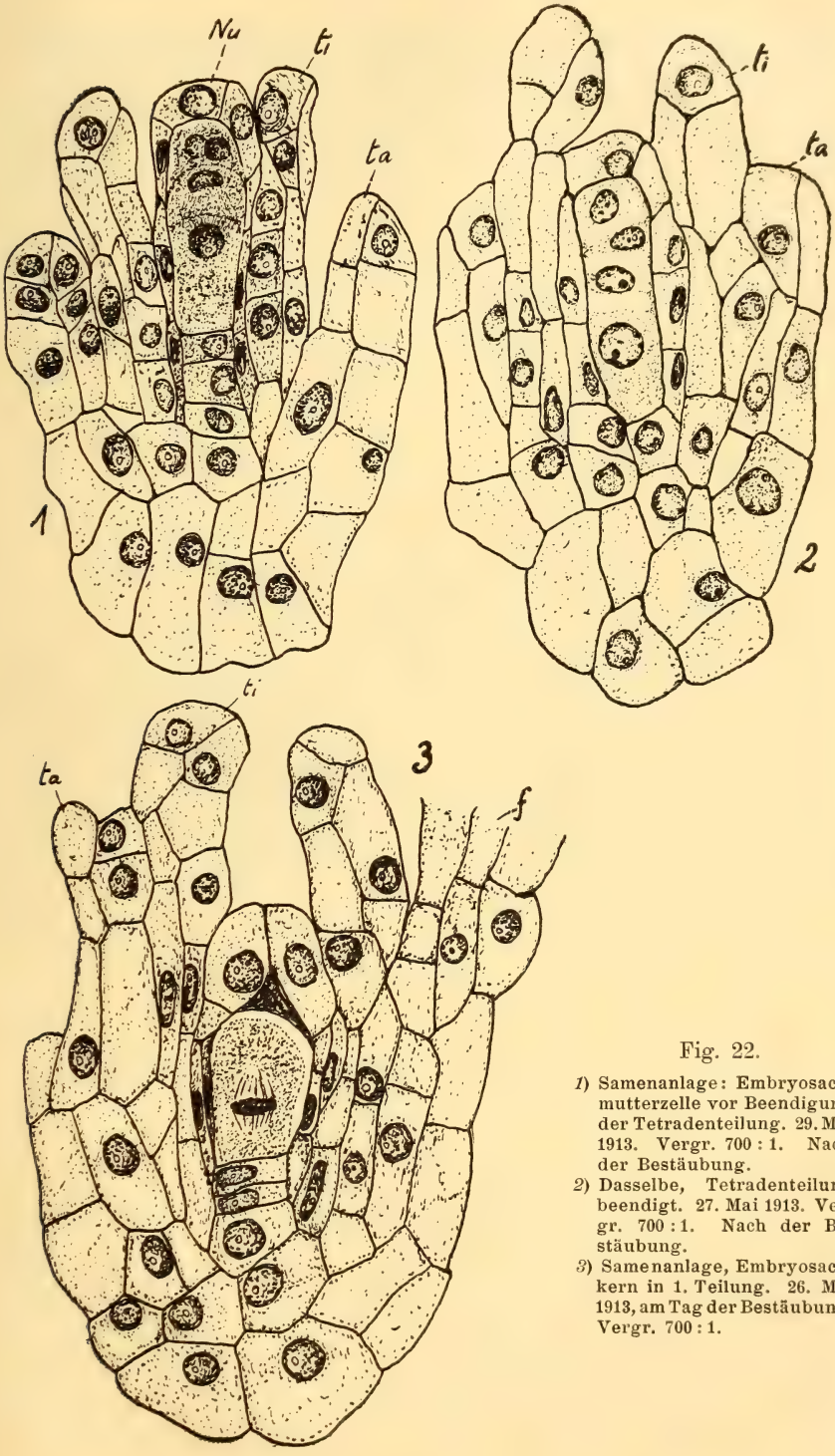


Fig. 22.

1) Samenanlage: Embryosackmutterzelle vor Beendigung der Tetradenteilung. 29. Mai 1913. Vergr. 700 : 1. Nach der Bestäubung.

2) Dasselbe, Tetradenteilung beendigt. 27. Mai 1913. Vergr. 700 : 1. Nach der Bestäubung.

3) Samenanlage, Embryosackkern in 1. Teilung. 26. Mai 1913, am Tag der Bestäubung. Vergr. 700 : 1.

Angaben: Drei Blütenstände wurden vom Knospenstadium der Blüten bis zu ihrer vollständigen Entfaltung unter Gaze-Tüten gehalten. Am 26. Mai 1913 führte ich die künstliche Bestäubung aller Blüten aus. Vorsichtshalber wurde die Bestäubung als Fremdbestäubung ausgeführt, obschon sich bei den Versuchen von 1912 die Stock- und Selbstbestäubung anscheinend als gleich wirksam erwiesen hatten. Vom 26. Mai an wurden während der ersten vier Wochen jeden Abend zwei Blüten abgenommen, später in Intervallen von 2—3 Tagen, und in 70 % Alkohol fixiert. Die Ausführung dieser Arbeit während meiner Abwesenheit verdanke ich meiner Schwester Elise Heußer.

Die Vorgänge bei der heterotypischen, wie bei der nach-

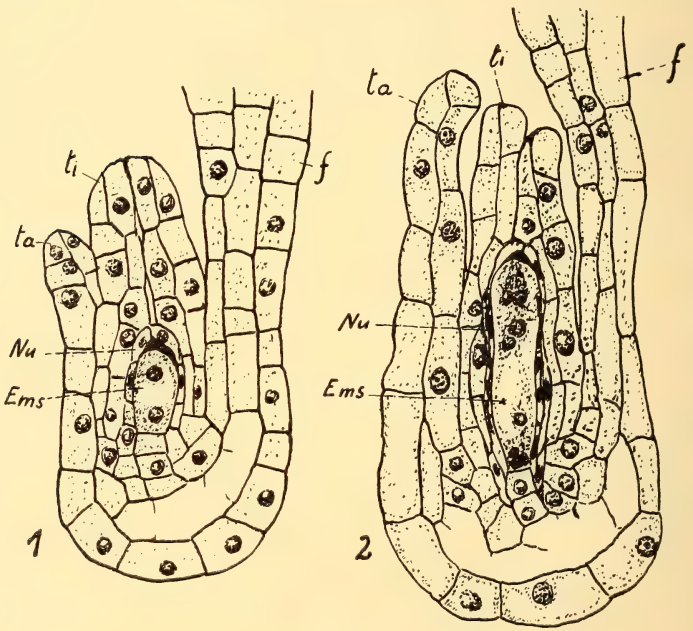


Fig. 23.

1) Übersichtsbild der Samenanlage mit zweikernigem Embryosack. 2. Juni 1913. Vergr. 350 : 1.

2) Dasselbe mit ausgebildetem Eiapparat. 2. Juni 1913. Vergr. 350 : 1, wie 15. Nach der Bestäubung.

folgenden homöotypischen Teilung der Embryosackmutterzelle stimmen in der Hauptsache mit der Tetradenteilung in der Pollenmutterzelle überein. Als davon abweichend ist die inbezug auf Cytoplasma inäquale Teilung zu erwähnen, die zu Gunsten der untersten Zelle ausfällt. Die Membranbildung erfolgt simultan (Fig. 22, *1*), scheint aber ebenso häufig auszubleiben (Fig. 22, *2*). Die Anordnung der vier Zellen ist wie gewöhnlich linear in Richtung der Längsachse. Häufig aber kommt es vor, daß die Spindel des obern Tochterkerns schief bis senkrecht zu der des untern steht (Fig. 22, *1*). Sobald die Kerne der Tetrade in das Ruhe-

stadium eingetreten sind, macht sich eine fortschreitende Größenzunahme der bevorzugten untersten Zelle bemerkbar; es handelt sich um die Bildung der Makrospore. Die Volumzunahme geht hauptsächlich auf Kosten der drei übrigen Zellen. Sie werden calottenförmig zusammengeschoben und liegen dem jungen Embryosack als stark färbbare Kappe auf. Diese Entwicklungsstadien sind

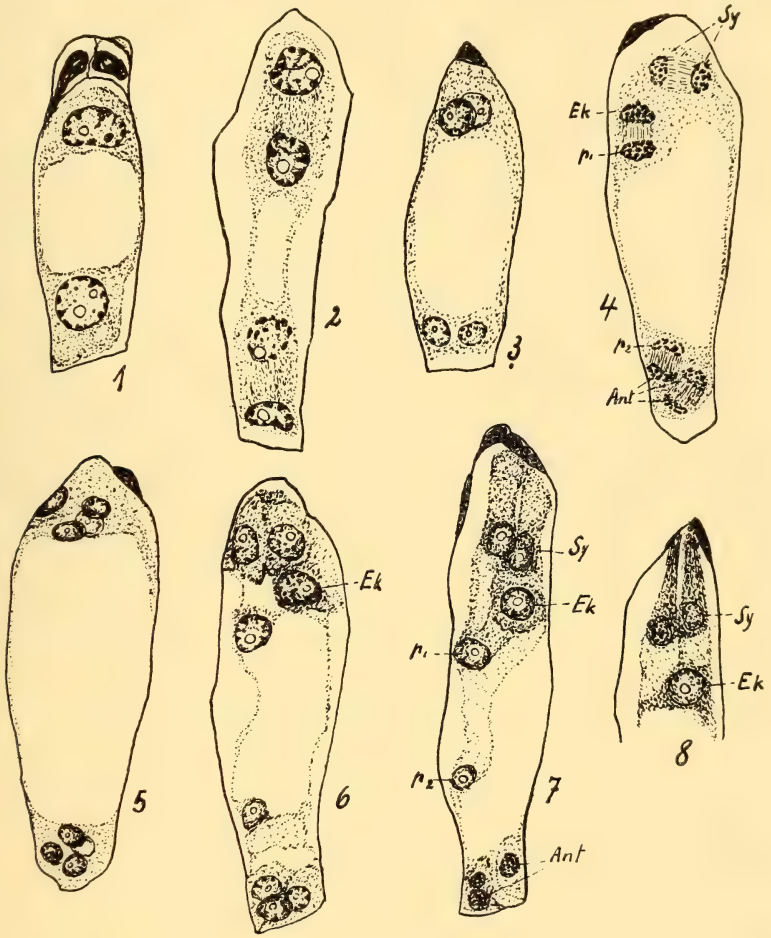


Fig. 24.
1—8) Entwicklung des achtkernigen Embryosackes. Vergr. 700 : 1.
Vom 3.—9. Juni 1913.

vorwiegend in den am 27. und 28. Mai fixierten Fruchtknoten aufzufinden, also ca. zwei Tage nach der Bestäubung.

Schon am 29. Mai ist die Keimung der Makrospore häufig zu beobachten. In rascher Entwicklungsfolge entsteht in den folgenden Tagen durch freie Kernteilung der zweikernige, der vierkernige und schließlich der achtkernige Embryosack (Fig. 24, *1—4*). Im zweikernigen Embryosack erfolgt die Anlage der zentralen Va-

kuole. Mit der Größenzunahme des Embryosackes während der folgenden Teilungen dehnt sie sich entsprechend aus und drängt die Descendenten der beiden Tochterkerne in zwei Vierergruppen auseinander. In das Ruhestadium eingetreten, scheinen die Kerne der mikropylar gelegenen Gruppe etwas größer als die der Basalen.

Hierauf erfolgt die Wanderung der Kerne, das ist ihre Einordnung zum Eiapparat. Um die beiden, der Mikropyle nächstgelegenen Schwesterkerne der obern Vierergruppe (Fig. 24, *4*) verdichtet sich das Cytoplasma (Fig. 24, *6. 7. 8*) in Form von zwei parallelen, schlanken, birnförmigen Gebilden. Es sind die Synergiden (*Sy*). Von den andern beiden Enkelkernen wird der obere zum Eikern (*Ek*), der untere zum ersten Polkern (p_1). Das um den Eikern geballte Cytoplasma zeigt häufig ähnlich den Synergiden die Form eines hängenden Tropfens. Von der untern Vierergruppe treten die drei tiefstgelegenen Kerne an der Basis des Embryosackes als die Antipoden zusammen. Der vierte Kern wandert als zweiter Polkern (p_2) im wandständigen Cytoplasma dem ersten Polkern entgegen, der sich gleichfalls in zentrepetaler Bewegung befindet (Fig. 24, *6. 7*). Ihre Vereinigung zum sekundären Embryosackkern ($p_1 + p_2$) ist aber meist erst während der Befruchtung zu beobachten. Der Embryosack ist indessen noch größer geworden, 80—100 μ lang; die verdrängten Tetradenzellen sind bis auf eine dunkle Linie verschwunden. Der Nucellus und die innere Schicht des innern Integumentes zeigen gleichfalls Resorptionserscheinungen. Die Kerne der Antipoden und der beiden Synergiden verlieren allmählich ihre körnige Struktur: sie werden massig und stärker färbbar: Anzeichen der beginnenden Desorganisation. In diesem Zustand ist der Embryosack resp. der Eikern befruchtungsfähig. In dem Fruchtknoten vom 2. Juni 1913 sind befruchtete Samenanlagen nicht selten.

Überblicken wir den zeitlichen Verlauf der Entwicklung der Samenanlage, so fällt uns die übermäßig rasche Fertigstellung derselben nach erfolgter Bestäubung auf. Hildebrand[1]) war der erste, der diese Reizwirkung des keimenden Pollens auf die Entwicklung der Samenanlage als eine für die Orchideen allgemeine Erscheinung beobachtete. Als Zeitraum zwischen der Bestäubung und der Befruchtung gibt er für *Himantoglossum (= Orchis hircina)* drei Wochen an; bemerkt aber dazu, daß die kalte Witterung auf die Entwicklung vielleicht verzögernd eingewirkt habe. Guignard[2]) setzt das Intervall (für *Loroglossum*) auf 15 Tage fest. In meinen Versuchen treten die ersten befruchtungsfähigen Ovula schon am 6. Tage nach der Bestäubung auf. Es ist wohl möglich, daß bei diesen differenten Angaben Witterungsverhältnisse mit spielen; der Hauptfaktor aber liegt, wie ich glaube, in dem weniger oder mehr vorgeschrittenen Entwicklungszustand der Samenanlage zur Zeit

---

[1]) Hildebrandt, Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis der doppelten Wirkung des Pollens. (Bot. Zeitg. 1863. p. 329.)

[2]) Guignard, Sur la pollinisation et sets effets chez les orchidées. (Ann. des Scienc. natur. Botan. Sér. 7. T. IV. p. 225.)

der Bestäubung. Mit dieser Vermutung berühre ich einen Punkt, der meines Erachtens in früheren Arbeiten nicht genug betont wurde: Guignard beobachtete, daß bei tropischen Orchideen die Samenanlagen in den Blüten in einem primitiven Entwicklungsstadium verharren, bis die Bestäubung eintritt: die Bestäubung löste also hier die Weiterentwicklung der Anlagen aus. Bei *Himantoglossum* dagegen konnte ich in einer unbestäubten Blüte zweikernige Embryosäcke beobachten, und es ist anzunehmen, daß die Entwicklung bis zum achtkernigen Embryosack vorschreitet, denn die Fertigstellung des Eiapparates erfolgt ohne großes Materialbedürfnis: die Bestäubung bewirkt also lediglich eine Beschleunigung in der Weiterentwicklung der Samenanlage und nicht diese selbst. Natürlich sind diese Unterschiede nur graduell; dazwischen können alle Übergänge existieren, je nachdem die Erwerbung dieses Ökologismus mehr oder weniger weit vorgeschritten ist.

C. Die Befruchtung.

Die ersten Untersuchungen über die Befruchtung der einheimischen Orchideen, darunter auch *Himantoglossum*, stammen von Strasburger aus den Jahren 1877[1]) und 1884[2]). In einer Kontroverse zu den unter neuen Gesichtspunkten (Doppelbefruchtung) ausgeführten Arbeiten von Nawaschin[3]) über tropische Orchideen macht der erstgenannte Autor diese Objekte nochmals zum Gegenstand der Untersuchung[4]). Meine Beobachtungen begann ich, ohne diese letztere Literatur zu kennen und bewahrte vielleicht gerade dadurch die zu cytologischen Untersuchungen nötige Objektivität.

Wie bekannt ist, wird die Mikropyle durch den Pollenschlauch erreicht, indem er sich an die Oberfläche der Plazentalappen und des Funikulus hält. Bei seinem Eindringen in den engen Mikropylenkanal wird dieser ziemlich geräumig erweitert. Der Widerstand, der sich diesem Vorgang bietet, bedingt wohl die gewundene, oft aufgeblähte Gestalt des Schlauches vor der Mikropyle. Auch beobachtete ich an dieser Stelle einigemale sackförmige Ausbuchtungen, Anlagen von Seitenzweigen, die nach den Beobachtungen Nawaschins an *Juglans regia*[5]) ebenfalls durch Widerstandverhältnisse zu erklären sind. Der Eintritt des Pollenschlauches und die Wanderung der Spermakerne durch den Mikropylenkanal scheint ziemlich rasch vor sich zu gehen. In flagranti konnte ich sie nämlich nur einmal beobachten; es wäre denn, daß dieser Vor-

[1]) Strasburger, Über Befruchtung und Zellteilung. 1877.

[2]) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei Phanerogamen etc. 1884.)

[3]) Nawaschin, Über den Befruchtungsvorgang bei einigen Dikotyledonen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1900.)

[4]) Strasburger, Einige Bemerkungen zur Frage der „Doppelten Befruchtung bei Phanerogamen". (Bot. Zeitg. 1900.)

[5]) Nawaschin, Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen *J. regia* und *J. nigra.*

gang sich zu einer gewissen Tageszeit vornehmlich vollzieht. Während nun die Hauptmasse des Pollencytoplasmas in dem extraovulären Schlauch zurückbleibt, wird ein kleiner Teil[1]) desselben mit den Spermakernen in den Embryosack entleert. Durch das Plasma einer der Synergiden gelangen die letzteren in das Innere des Embryosackes. Sie runden sich dabei ab und erlangen bisweilen annähernd die Größe der andern Kerne (Fig. 25, *1*). Das eingeführte Cytoplasma breitet sich an der Spitze des Embryosackes calottenförmig aus (Fig. 25, *1. 2. 3. 4*). Diese „Kappe" ist

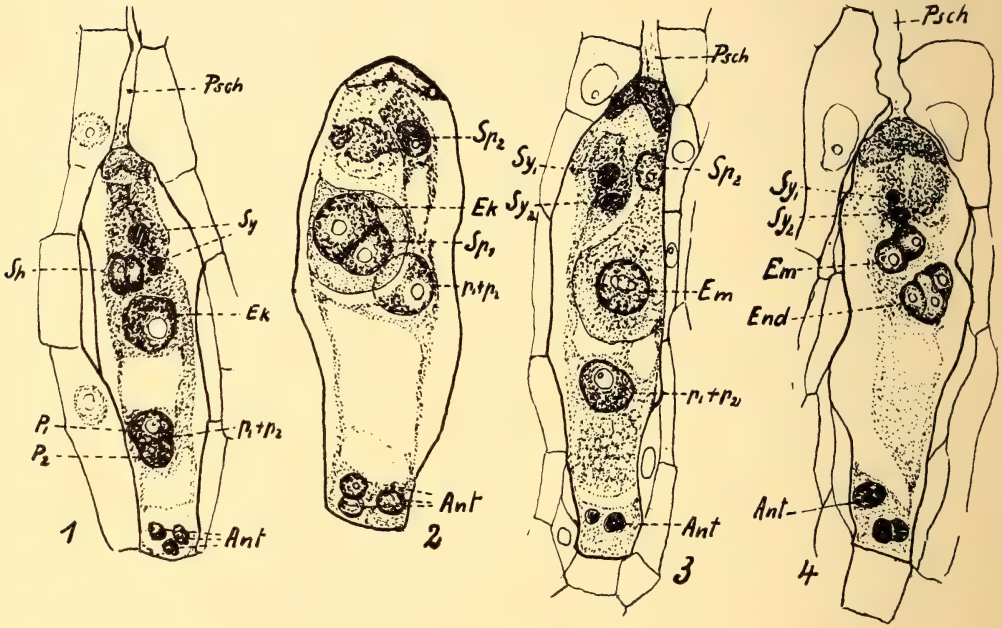


Fig. 25.

1) Eintritt der Spermakerne in den Pollenschlauch; Vereinigung der beiden Polkerne.
2) Verschmelzen der generativen Krone.
3) Befruchteter Eikern. Der zweite Spermakern bleibt in der Nähe der Synergiden stecken.
4) Anormale Doppelbefruchtung. 1—4 Vergr. 700 : 1.

nun zweifellos identisch mit der von Strasburger beschriebenen Synergidenkappe, die er aus dem Fadenapparat der Synergiden entstehen läßt. Einen Zusammenhang dieser Calotte mit den Synergiden konnte ich entwicklungsgeschichtlich nicht feststellen. Sie ist erst im befruchteten Embryosack zu beobachten. Anderseits scheint ihre Zusammengehörigkeit zum Pollenschlauch so eindeutig (Fig. 25, *1. 3. 4*), daß ich sie als Bestandteil des männlichen Gametophyten anspreche.

---

[1]) Ob es sich dabei um das männliche Cytoplasma (Cytoplasma der generativen Zelle) handelt, konnte nicht festgestellt werden, der Masse nach wäre dies möglich.

In seiner letzten umfassenden Arbeit über die entwicklungsgeschichtliche Stellung der Chalazogamen *Juglans regia* und *Juglans nigra* findet Nawaschin als primitives Merkmal derselben das Abwerfen des männlichen Cytoplasmas im Embryosack. Bei den höhern Angiospermen werden die Spermakerne schon im Pollenkorn oder doch im Pollenschlauch frei, d. h. die generative Zelle ist nicht mehr abgegrenzt, was auch für *Himantoglossum* zutrifft. Wenn wir nun aber dennoch wahrscheinlich machen, daß mit den Spermakernen auch Cytoplasma in den Embryosack eintritt, so ist dieser Vorgang im Vergleich mit dem Verhalten niederer Angiospermen doch als abgeleitet aufzufassen und beeinträchtigt die phylogenetischen Schlüsse Nawaschins nicht.

Die beiden Spermakerne wandern gewöhnlich hintereinander ins Innere des Embryosackes (in Fig. 25, *11* sind sie nebeneinander). Der erste Spermakern legt sich seitlich an den Eikern und verschmilzt allmählich mit diesem (Fig. 25, *2. 4*). Während der Verschmelzung, oft auch etwas später, wird der Synkaryon mit einer dünnen Schicht dichten Cytoplasmas durch eine Membran abgegrenzt (Fig. 25, *2*). Nach der Vereinigung zeigt der befruchtete Eikern meistens zwei Kernkörperchen; hin und wieder sind aber auch sie zu einem einzigen verschmolzen (Fig. 25, *3*).

Über das Verhalten des zweiten Spermakerns war ich lange Zeit im Unklaren. Seine Verschmelzung mit dem sekundären Embryosackkern kam mir nur ein einziges Mal zu Gesicht. Um so häufiger aber ist neben den desorganisierten Synergiden ein Kern zu beobachten, dessen Herkunft vorerst fraglich erschien. Um einen Synergidenkern kann es sich nicht handeln, er ist völlig intakt, und häufig sind die beiden Desorganisationsprodukte der erstern zugleich wahrzunehmen. Daß der vegetative Kern in den Embryosack eingedrungen sei, ist ausgeschlossen; er wird schon im Pollenschlauch aufgelöst. Es kann sich also nur um den zweiten Spermakern handeln. Noch im mehrzelligen Embryo ist er im außerembryonalen Cytoplasma des Embryosackes zu beobachten, wo er allmählich aufgenommen wird (Fig. 26, *1. 3. 5*). Bestätigt wird seine Identität durch das in Fig. 25, *4* abgebildete Präparat: es ist dies der erwähnte Ausnahmefall, wo die zweite Befruchtung stattfindet, und nun auch der fragliche Kern in seiner gewöhnlichen Lage fehlt.

In seinen „Neuen Untersuchungen“[1]) berichtet Strasburger vom zweiten Spermakern, daß er zwischen den Synergiden verbleibe und hier aufgenommen werde. Wenn er bei der Durchsicht seiner Präparate 1900[2]) im Zeichen der Doppelbefruchtung seine ersten Beobachtungen widerruft, so glaube ich gerade daraus schließen zu dürfen, daß er die gleichen Bilder beobachtete, daß er in seiner ersten Abhandlung den Gesamteindruck über das Verhalten des zweiten Spermakerns beschreibt und in der letzteren

[1]) Strasburger, Neue Untersuchungen etc. (a. a. O. 1884.)
[2]) Strasburger, Einige Bemerkungungen etc. (a. a. O. 1900.)

zu dessen Widerlegung Argumente benützt, die nach meinen Beobachtungen bei *Himantoglossum* als Ausnahmefälle aufzufassen sind.

Das Ausbleiben der Endospermbildung ist bei Orchideen eine normale Erscheinung. Die Ursache glaubt Nawaschin[1]) auf Grund seiner Befunde an tropischen Orchideen, in der unvollständigen Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit den beiden Polkernen suchen zu müssen. Darin findet er auch Anhaltspunkte, die zweite Befruchtung als wirkliche Befruchtung aufzufassen. Strasburger[2]) widerlegt Nawaschin, indem er die mangelhafte Verschmelzung bei *Tulipa silvestris*[3]) anführt, wo dennoch die Endospermbildung eintritt.

Wie Strasburger, vermute ich die direkte Ursache des Ausbleibens der Endospermbildung in dem frühzeitigen resorbierenden Angriff des Embryosackkerns durch den Keimkern. Diesen Umstand möchte ich auch für das Ausbleiben der Doppelbefruchtung verantwortlich machen. Es ist anzunehmen, daß zwischen den kopulierenden Kernen eine gewisse Attraktion besteht. Daß diese mit der einsetzenden Degeneration des sekundären Embryosackkerns zwischen diesem und dem zweiten Spermakern aufgehoben wird, ist so verständlich, wie der Verlust des Teilungsvermögens des ersteren. Die einfache Befruchtung von *Himantoglossum* ist also als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen.

D. **Die Embryologie.**

Unmittelbar nach dem Verschmelzen der Geschlechtskerne hebt die Entwicklung des Embryo an. Die erste Teilung erfolgt quer zur Achse des Embryosackes; sie ist in bezug auf das Cytoplasma inäqual zu Gunsten der obern, meist pyramidalen Tochterzelle (Fig. 26, *1*). Nach kurzer Ruhe teilt sich diese obere Zelle in gleicher Weise wie die Mutterzelle (Fig. 26, *2*). Der Embryo besteht nunmehr aus einer Reihe von drei übereinanderliegenden Zellen (Fig. 26, *3*). Wie in folgendem auszuführen ist, bildet der dreizellige Embryo den Ausgangspunkt der morphologischen[1]) und vielleicht auch biologischen Differenzierung des Embryo. (Schema zur Übersicht der Embryoentwicklung, Fig. 29.)

In der untersten, nunmehr ältesten Zelle tritt nächstfolgend Längsteilung ein (Fig. 26, *4*). Hierauf teilt sich die oberste Zelle wieder quer (Fig. 26, *5*) und aus der mittleren des dreizelligen Embryo entsteht durch Längsteilung eine Zweiergruppe, deren Spindelachse senkrecht zu derjenigen der basalen Gruppe steht (Fig. 26, *6*). Die beiden Kerne dieser letzteren Zellen haben sich indessen stark vergrößert und gehen gleichzeitig in Teilung; es entsteht eine basale Vierergruppe. Nach Beendigung dieser Teilung

---

[1]) Nawaschin, Über den Befruchtungsvorgang etc. (a. a. O. 1900.)
[2]) Strasburger, Einige Bemerkungen etc. (a. a. O. 1900.)
[3]) Guignard, L'Appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. (Ann. bot. Scienc. nat. Sér. 8. T. XXI.)

ist in Fig. 26, 7 die oberste plasmareichste Zelle schon wieder im Teilungsstadium der Äquatorialplatte. Die diploide Chromosomenzahl ist hier mit ziemlicher Sicherheit festzustellen.

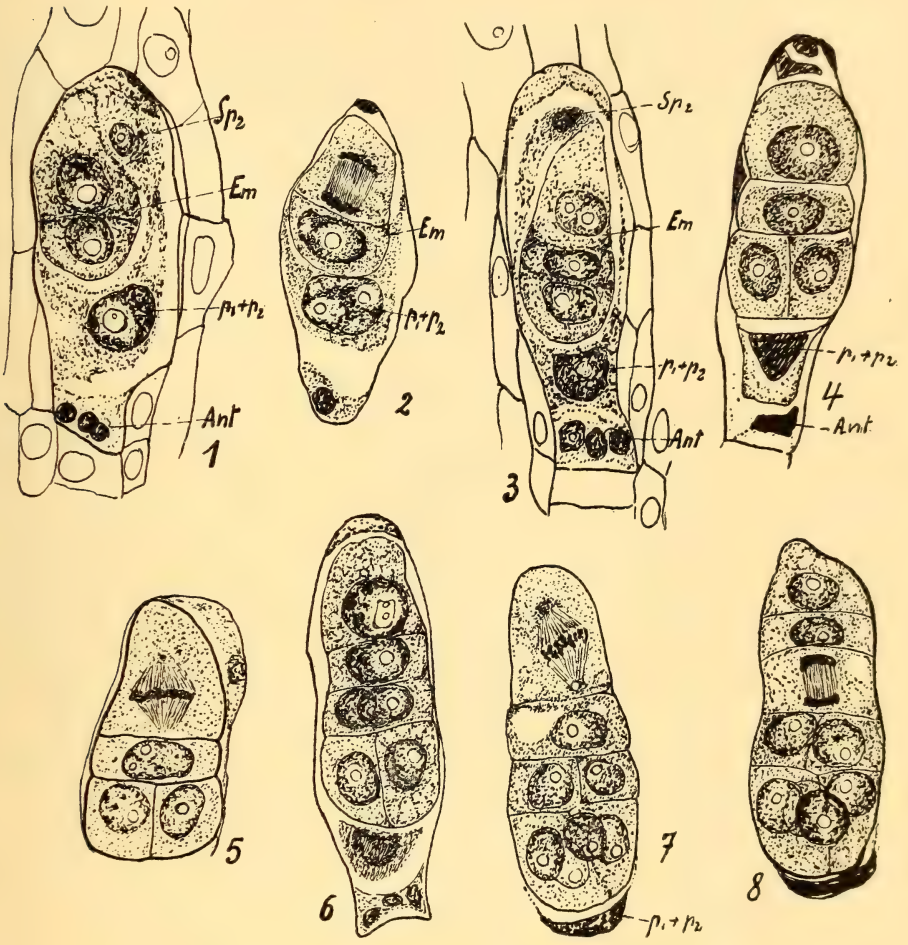


Fig. 26.

1) Zweizelliger Embryo.
2) Dasselbe, obere Zelle in Teilung.
3) 3-zelliger Embryo.
4) 4-zelliger Embryo.
5) Dasselbe, obere Zelle in Teilung.
6) 6-zelliger Embryo.
7) 8-zelliger Embryo, oberste Zelle in Teilung. In den Spindelzellen der K-Teilung in *5* und *7* sind centrosomenähnliche Körper zu beobachten.
8) 9-zelliger Embryo. Unterste Suspensorzelle in Teilung. 1—8 Vergr. 700 : 1.

Bei dieser Teilung beobachtete ich in den Spindelporen centrosomenähnliche Gebilde. Die Durchsicht meiner Präparate ergab, daß diese Erscheinung nur bei der Teilung der Suspenso-

zellen wahrzunehmen ist. Um nähere Angaben über die Natur dieser „Centrosomen“ zu machen, sind meine Präparate noch zu spärlich vorhanden. Hervorheben möchte ich jedoch ihr auf diese ersten Stadien der Ontogenese beschränktes Auftreten, ein Verhalten, das sich mit dem Vorkommen von Centriolen in Fucus-Keimlingen parallelisieren läßt.

Die nächstfolgende Teilung, eine Querteilung, vollzieht sich in der drittobersten Zelle; sie ist in diesem Momente die älteste (Fig. 26, *8*). Die darunter liegende Zweiergruppe geht in eine Vierergruppe über und aus den vier basalen Zellen entstehen durch gleichzeitige Teilung deren acht (Fig. 28, *1*).

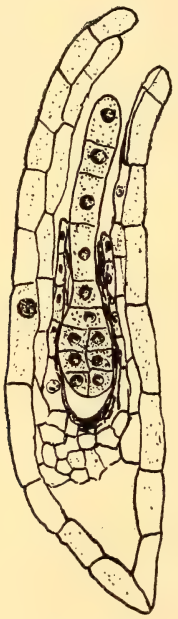


Fig. 27.
Samenanlage mit Embryo. Der Suspensor schiebt sich aus den Integumenten. 12. Juni 1913. Vergr. 200 : 1.

Indessen zeigen die vier in einer Längsreihe angeordneten Descedenten der obersten Zelle des dreizelligen Embryo (vergl. Schema Fig. 29) starke lineare Streckung; sie schieben sich durch die Mikrophyle aus den Integumenten in der Richtung des Funiculus (Fig. 27), bis die oberste Zelle das Plazentagewebe erreicht (Fig. 28, *2*). Sie bohrt sich bisweilen förmlich in dasselbe hinein (Fig. 28, *3*), was auch Treub[1]) für *O. latifolia* angibt. Als Suspensor tritt dieser Zellstrang hierauf in Funktion und ermöglicht dem Embryo die direkte Nahrungszufuhr aus der Plazenta. Ist der Funiculus ziemlich lang, so wird die Zahl der Suspensorzellen

[1]) Treub, Notes sur l'embryogenie des quelques Orchidees. (Abhandl. d. Königl. Akad. 19. Deel. Amsterdam 1879. p. 12.)

durch Querteilung erhöht. Maximal beobachtete ich deren sieben (Fig. 28, *2*). Nach Marschall Ward[1]) ist bei *Gymnadenia conopea* die Zahl der Suspensorzellen noch bedeutend größer.

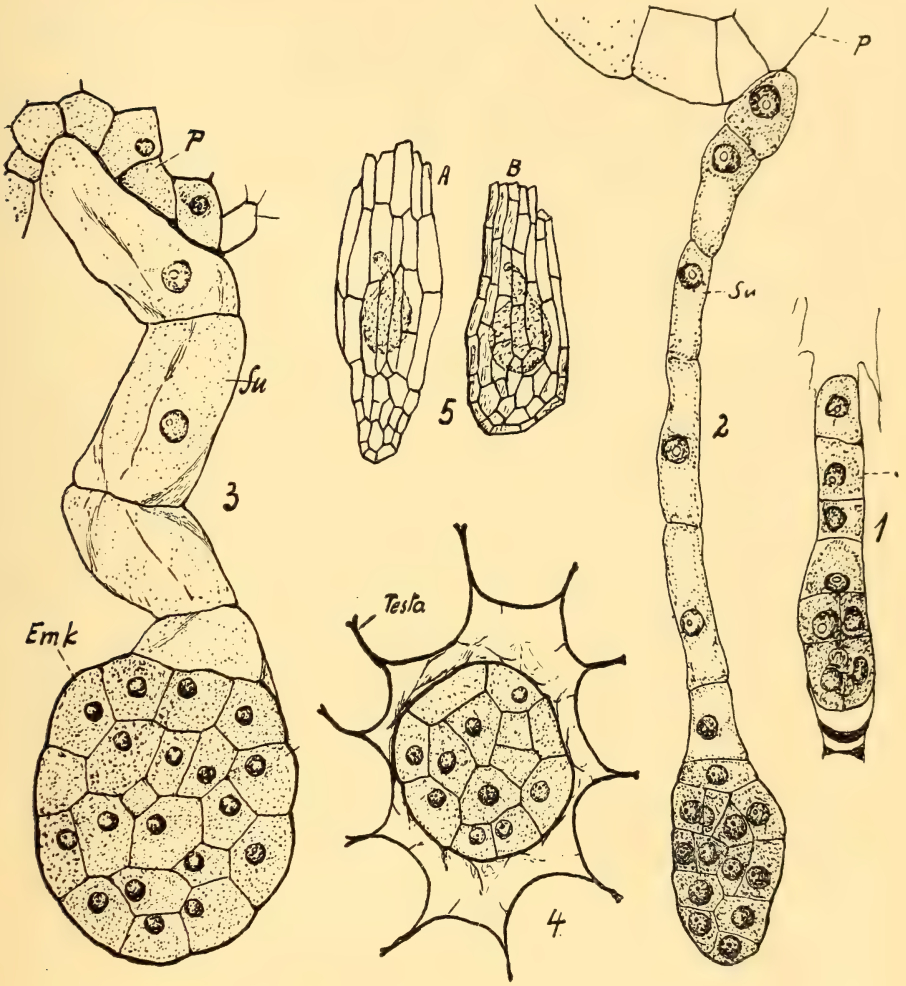


Fig. 28.

1) 10-zelliger Embryo. 11. Juni 1913. Vergr. 350 : 1.
2) 12- u. 7-zelliger Embryo tritt mit dem Suspensor an die Placenta. 16. Juni 1913. Vergr. 350 : 1.
3) Ausgebildeter Embryo in Längsschnitt. 24. Juni 1913. Vergr. 350 : 1.
4) Querschnitt durch den Samen. Die Testa umgibt den Embryokörper. Vergr. 350 : 1.
5) Reife Samen von vorn und von der Seite. Vergr. 70 : 1.

In der mittleren und unteren Zellgruppe finden abwechselnd nochmals je zwei Teilungen statt, so daß der sechzehnzellige Embryo

[1]) Zitat aus Coulter & Chamberlain, Morphology of Angiosperms. 2. Ed. London 1904.

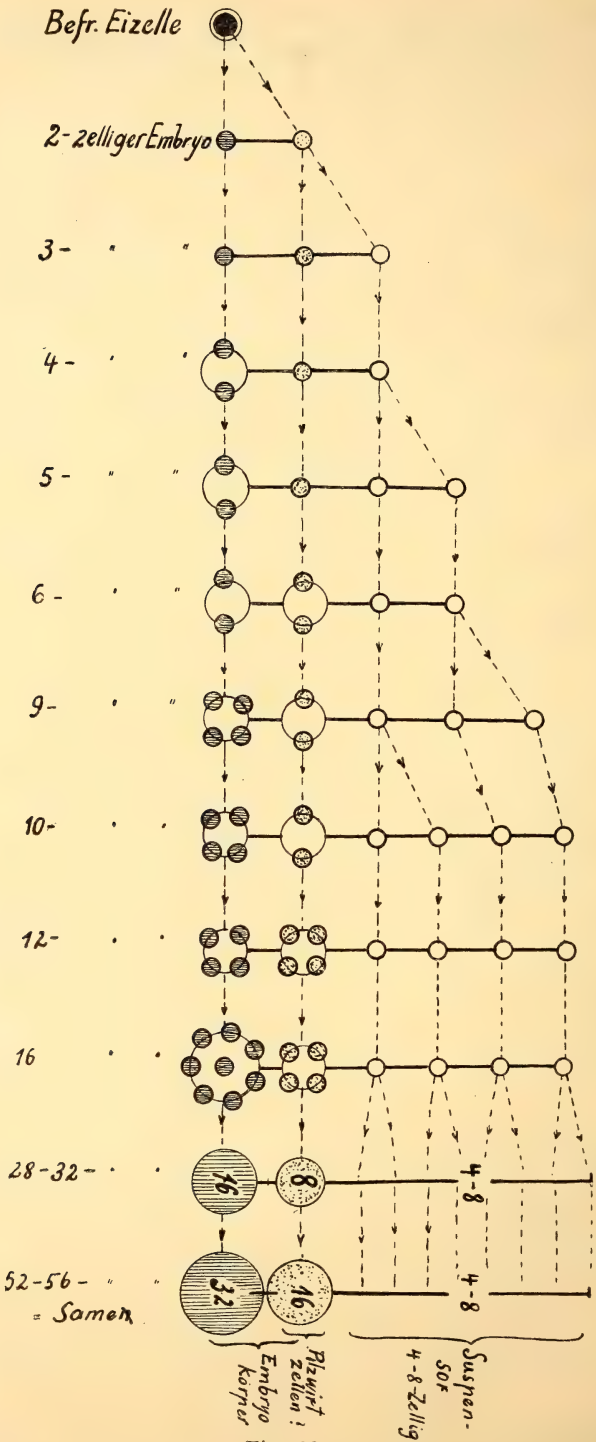


Fig. 29.
Schema zur Entwicklung des Embryos.

52—56zellig[1]) wird (Fig. 28, *3*). In diesem Stadium ca. 4 Wochen nach der Bestäubung beendigt der Embryo seine Entwicklung: die Anlage ist zum Samen geworden. Die Zellen des Embryokörpers werden mit Reservestoffen vollgepfropft; der Suspensor schrumpft darauf zusammen und zieht sich in die Testa zurück (Fig. 28, *5*).

Im Anfang der Entwicklung des Embryo wird der sekundäre Embryosackkern, der zweite Spermakern und die Antipoden allmählich aufgenommen (Fig. 26, *1—8*). Ihre Degeneration macht sich in ihrem starken Tinktionsvermögen geltend. Nachher greift die Resorption auch auf die Hüllschichten des Embryosackes über, und nachdem der Embryo durch den Suspensor in direkte Verbindung getreten ist mit der Plazenta, ist der Nucellus, das innere Integument, und die innere Schicht des äußern Integumentes aufgenommen worden. Die Zellen der äußern Schicht haben ihr Protoplasma gleichfalls verloren; die Außenwände sind verschwunden, während Innen- und Seitenwände stark verdickt sind und treppenförmige Verdickungsleisten zeigen (Fig. 28, *4*). Der Bau der Testa erklärt die bekannte Unbenetzbarkeit des Orchideensamens[2]).

Über die Gliederung des morphologisch einheitlichen Embryokörpers möchte ich abschließend folgende theoretische Erwägungen anstellen: Aus der Biologie des keimenden Samens tropischer Orchideen ist ihre Pilzsymbiose eine bekannte Tatsache. Wenn auch die Bestätigung dieser Erscheinung für die einheimischen Orchideen noch aussteht, so ist doch an ihrem ähnlichen Verhalten nicht zu zweifeln. Nach Burgeff[3]) erfolgt der Eintritt der Mykorrhiza in den Samen durch den Suspensor und befälllt die darunter liegenden Zellen. Nach seinen Abbildungen von *Laelio-Cattleya* sind es ungefähr ein Drittel der Zellen des Embryokörpers, die als Pilzwirtzellen fungieren. Auf *Himantoglossum* bezogen, würden diese Zellen nach ihrer Anzahl und Lage der Zellgruppe entsprechen, die als Stammzelle die mittlere Zelle des dreizelligen Embryos besitzt (vergl. Schema Fig. 29: die Suspensorzellen sind durch leere Kreisflächen markiert; Pilzwirtzellen punktiert, die übrigen des Embryokörpers schraffiert). Es ist also morphologisch die Möglichkeit einer frühzeitigen Lokalisierung dieses biologisch so wichtigen Faktors vorhanden, die Fähigkeit der Pilzbewirtung oder, genetisch gesprochen, die Unfähigkeit der Pilzinfektion zu widerstehen.

Zusammenfassung.

1. Die Anlage der Blütenorgane in entsprechenden Kreisen erfolgt ungleichzeitig; die Abnormität scheint

[1]) Diese theoretisch ermittelte Zahl stimmt mit der aus einem Querschnitt berechneten überein.

[2]) Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909.

[3]) Burgeff, Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen. Jena 1911.

durch die Deckblattanlage mechanisch verursacht zu sein.

2. Die Anlage der Staminodien ist ursprünglich medio-dorsal. Ihre Lage ist für das Diagramm nicht einwandfrei zu verwenden.

3. Die Bewegung der Pollinarien ist eine Transpirationserscheinung. Sie erfolgt durch das Zusammenziehen, Schrumpfen der Rückseite der Caudiculabasis. Die Caudicula entsteht aus dem Tapetum; in der sich kontrahierenden Zone ist sie durch Wandschichten und Epidermis verdickt.

4. Der Rostellumfortsatz ist ein wohlausgebildetes Leitungsorgan. Seine physiologische Bedeutung besteht in genügendem Feuchthalten der Caudiculabasis und der Klebdrüse, um die Auslösung der Bewegung und das Eintrocknen der Klebmasse zu verhüten. Dieses physiologische Moment erklärt auch die Form des Rostellumfortsatzes.

5. *Himantoglossum* besitzt in der geschlechtlichen Generation 12 Kurz-Chromosomen.

6. Bei der Teilung des Pollenkernes tritt vor der Einordnung der Chromosomen in die Äquatorialplatte Zweiteilung ein.

7. Die Teilung des generativen Kerns erfolgt im Pollenschlauch ca. 12 Stunden nach der Keimung. Die Ausbildung einer Spindel findet nicht statt.

8. Die Bestäubung beschleunigt die Entwicklung der Samenanlage.

9. Die äußere Schicht des äußern Integumentes bildet mit den dorsalen Funiculuszellen die Samentesta.

10. Bei der Befruchtung tritt mit den Spermakernen Pollenschlauch-Cytoplasma in den Embryosack.

11. Eine Doppelbefruchtung findet gewöhnlich nicht statt; der 2. Spermakern bleibt in der Nähe der Synergiden stecken und wird wie der sec. Embryosackkern und die Antipoden durch den Embryo aufgenommen.

12. Die Entwicklung des befruchteten Eikerns setzt direkt nach der Verschmelzung ein.

13. Der dreizellige Embryo ist der Ausgangspunkt der morphologischen und biologischen Differenzierung des Samens. Aus der obersten Zelle entsteht der Suspensor; aus den beiden untern der Embryokörper. Es ist möglich, daß die Deszendenten der mittleren Zelle als Pilzwirtzellen prädestiniert sind.

14. Bei der Teilung der Suspensorzellen sind in den Spindelpolen centrosomenähnliche Körper zu beobachten.

Lebens- und Bildungsgang.

Am 12. Oktober 1888 in Glattfelden geboren, besuchte ich daselbst Primar- und Sekundarschule. Im Frühjahr 1905 trat ich in das techn. Bureau der Maschinenfabriken Escher, Wyß & Co. in Zürich für 3 Jahre in die Lehre. Nach Beendigung der Lehrzeit, nach Absolvierung der zürcherisch-kantonalen Lehrlingsprüfung bewog mich die Liebe zur Natur, meinen Beruf zu ändern.

1908—1909 besuchte ich die Privatschule Minerva in Zürich. Im Herbst 1909 wurde ich nach bestandener Aufnahmeprüfung in die naturwissenschaftliche Abteilung der Eidgen. Techn. Hochschule aufgenommen. Ich besuchte die Vorlesungen und Übungen der Herren Professoren: Düggeli, Ernst, Früh, Grubenmann, Hartwich, Heim, Herzog, Hescheler, Jaccard, C. Keller, Lang, Medicus, Rikli, Roth, Rudio, Schellenberg, Schlaginhaufen, Schröter, Standfuß, Treadwell, Weiß, Willstätter, Winterstein. Meinen Lehrern bin ich zu großem Danke verpflichtet.

Im Frühjahr 1901 bestand ich die Vordiplomprüfung in Chemie und Mathematik; das Übergangsdiplom in Physik, Mineralogie, Geologie und Geographie im folgenden Jahre. Im Sommersemester 1912 war ich Assistent am bot. Museum der Eidgen. Techn. Hochschule. Im Sommer 1913 erwarb ich in botanisch-zoologischer Richtung das Diplom als Fachlehrer in Naturwissenschaften.

Pressboard
Pamphlet
Binder
Gaylord Bros. Inc.
Makers
Syracuse, N. Y.
PAT JAN. 21, 1908

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00596 9209